Environnement Canada
Service canadien de la faune

Environment Canada
Canadian Wildlife Service

Les loups au Canada et en Alaska : état des populations, biologie et gestion

Publié sous la direction de Ludwig N. Carbyn*

Compte rendu du colloque sur les loups tenu à Edmonton, en Alberta, du 12 au 14 mai 1981

Service canadien de la faune
Série de rapports n° 45

Also available in English

*Service canadien de la faune, 9942, 108e rue, Edmonton (Alberta) T5K 2J5, et l'Institut Boréal, CW 401, Édifice des sciences biologiques, Université de l'Alberta, Edmonton (Alberta) T6G 2E9.

Publié avec l'autorisation du
Ministre de l'Environnement

Service canadien de la faune

© Ministre des Approvisionnements et Services Canada 1984

En vente au Canada par l'entremise de nos

agents libraires agréés
et autres libraires

ou par la poste au :

Centre d'édition du gouvernement du Canada
Approvisionnements et Services Canada
Ottawa (Canada) K1A 0S9

N° de catalogue CW65-8/45F
ISBN 0-660-91246-5
ISSN 0069-0031

Canada : 12,50 $
à l'étranger : 15,00 $

Prix sujet à changement sans préavis

Conception : Gottschalk et Ash Ltée
Production : BB&H Graphic
Communications Ltée
Impression : Campbell Corporation
N° de contrat : 10KT-KN107-3-5750

Les organismes suivants ont contribué aux frais de production de ce rapport :

Direction de la faune, ministère des Ressources naturelles de l'Alberta
Board of Game de l'Alaska
University of Alaska
Direction des pêches et de la faune, ministère de l'Environnement de la Colombie-Britannique
Direction de la faune, ministère des Ressources naturelles du Manitoba
Direction générale de la faune, ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche du Québec
Michigan Technological University
Ministère des Affaires naturelles et culturelles du gouvernement des Territoires du Nord-Ouest
University of Wisconsin, Madison, Wisconsin

Couverture : Un loup mâle se nourrit à même la carcasse d'une proie dans la forêt boréale
Photo : Scot Stewart

Liste des collaborateurs

Theodore N. Bailey
Kenai National Wildlife Refuge
Box 2139, Soldotna, AK 99669

Daniel Banville
Ministère du Loisir, de la Chasse
et de la Pêche
Direction de la faune terrestre
9530, rue de la Faune
Orsainville, Québec G1G 5E5

Ronald R. Bjorge
Direction des pêches et de
la faune de l'Alberta
6909–116e rue
Edmonton, Alberta T6H 4P2

Ludwig N. Carbyn
Service canadien de la faune
1000, 9942–108e rue
Edmonton, Alberta T5K 2J5

Frederick C. Dean
Alaska Coop. Park Studies Unit *et*
Wildlife and Fisheries Program
University of Alaska
Fairbanks, AK 99701

John R. Gunson
Direction des pêches et de
la faune de l'Alberta
6909–116e rue
Edmonton, Alberta T6H 4P2

Samuel J. Harbo, Jr.
Alaska Board of Game *et*
Wildlife and Fisheries Program
University of Alaska
Fairbanks, AK 99701

Richard B. Harris
School of Forestry
University of Montana
Missoula, MT 59812

Douglas C. Heard
Service de la faune des Territoires
du Nord-Ouest
Yellowknife, T.N.-O. X1A 2L9

Lloyd B. Keith
Dep. of Wildlife Ecology
University of Wisconsin
Madison, WI 53706

George B. Kolenosky
Ministère des Ressources naturelles
de l'Ontario
Division de la recherche faunique
Direction de la faune, B.P. 50
Maple, Ontario L0J 1E0

Stuart Luttich
Direction de la faune du Labrador
P.B. 376, Goose Bay
Labrador A0P 1C0

L. David Mech
US Fish and Wildlife Service
North Central Forest Experiment
Station
Folwell Avenue
St. Paul, MN 55108

Frank L. Miller
Service canadien de la faune
9942–108e rue
Edmonton, Alberta T5K 2J5

Ronald M. Nowak
Office of Endangered Species
US Fish and Wildlife Service
Washington, DC 20240

Jane M. Packard
Coop. Fish and Wildlife
Research Unit
University of Florida
Gainesville, FL 32611

Rolf O. Peterson
Dep. of Biological Sciences
Michigan Technological University
Houghton, MI 49931

Robert R. Ream
School of Forestry
University of Montana
Missoula, MT 59812

Ulysses S. Seal
U.A. Hospital
Minneapolis, MN 55417

William M. Shields
Dep. of Environmental and
Forest Biology
State University of New York
College of Environmental Science and
Forestry
Syracuse, NY 13210

Bernard L. Smith
Ministère des Ressources renouvelables
Direction de la faune
Gouvernement du Yukon
P.B. 2703, Whitehorse
Yukon Y1A 2C6

Richard R.P. Stardom
Direction de la faune
Ministère des Ressources naturelles
P.B. 14, 1495, rue St. James
Winnipeg, Manitoba R3H 0W9

Dan Strickland
Parc provincial Algonquin
Ministère des Ressources naturelles
de l'Ontario
P.B. 219, Whitney, Ontario K0J 2M0

John B. Theberge
Faculté de Biologie
Université de Waterloo
Waterloo, Ontario N2L 3G1

Frank S. Tompa
Direction des pêches et
de la faune
Ministère de l'Environnement
Victoria, C.-B. V8V 1X5

Earl Wiltse
Ministère du Tourisme et des
Ressources renouvelables
Direction des pêches et de la
faune
3211, rue Albert sud
Regina, Saskatchewan S4S 5W6

James D. Woolington
Kenai National Wildlife Refuge
Box 2139, Soldotna, AK 99669

Photo : Scot Stewart

Table des matières

6 Introduction
Ludwig N. Carbyn

État des populations

10 Perspective taxonomique des loups en Amérique du Nord
Ronald M. Nowak

20 État et gestion des populations de loups en Colombie-Britannique
Frank S. Tompa

26 État et gestion des populations de loups en Alberta
John R. Gunson

32 État et gestion des populations de loups au Manitoba
Richard R.P. Stardom

38 État et gestion des populations de loups en Ontario
George B. Kolenosky

44 État et gestion des populations de loups au Québec
Daniel Banville

48 État passé et actuel des populations de loups dans les Territoires du Nord-Ouest
Douglas C. Heard

53 État et gestion des populations de loups dans le Territoire du Yukon
Bernard L. Smith

56 Perspectives historiques et actuelles de la gestion des loups en Alaska
Samuel J. Harbo, Jr. et Frederick C. Dean

Biologie et gestion

74 Dynamique des populations de loups
Lloyd B. Keith

87 Influences sociales sur la reproduction des loups
Jane M. Packard, L. David Mech et Ulysses S. Seal

96 Considérations liées à la variabilité génétique et aux changements adaptatifs en matière de gestion des loups
John B. Theberge

100 Considérations génétiques importantes pour la gestion des loups et d'autres gros vertébrés : un autre point de vue
William M. Shields

104 Le hurlement des loups — Expérience d'interprétation dans le parc Algonquin
Dan Strickland

108 Gestion et récolte des loups dans le Kenai National Wildlife Refuge en Alaska
Rolf O. Peterson, Theodore N. Bailey et James D. Woolington

113 Le loup et le taux de mortalité du caribou dans une aire de mise bas du centre-nord canadien
Frank L. Miller

116 Prédation du bétail causée par les loups dans l'Ouest canadien
John R. Gunson

121 Prédation du bétail causée par les loups dans les pâturages de la rivière Simonette dans le nord-ouest de l'Alberta
Ronald R. Bjorge et John R. Gunson

128 Solutions apportées aux problèmes causés par les loups en Colombie-Britannique et évaluation des conflits et des programmes
Frank S. Tompa

137 Méthode facilitant la différenciation des pistes de loups et de chiens
Richard B. Harris et Robert R. Ream

Annexes

142 Annexe 1 – Résumé de l'état de la population des loups en Saskatchewan
Earl Wiltse

143 Annexe 2 – Résumé de l'état de la population des loups à Terre-Neuve et au Labrador
Stuart Luttich

144 Bibliographie

Introduction

Ludwig N. Carbyn

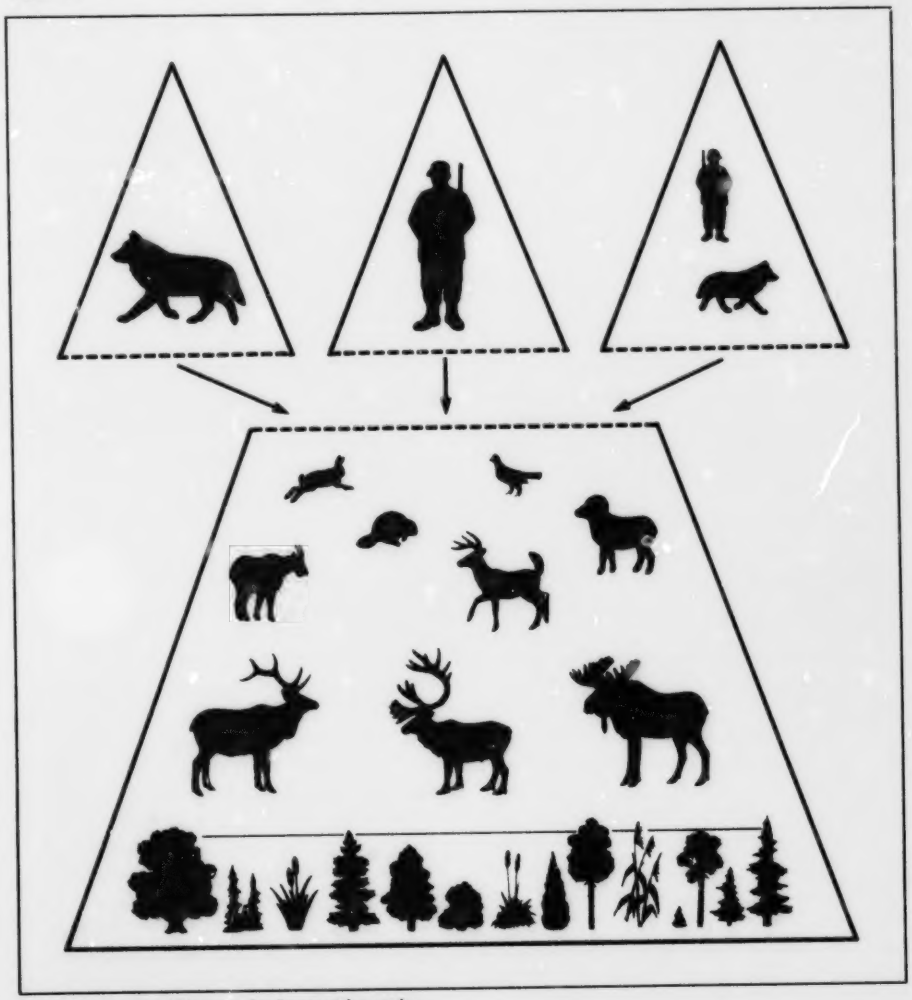
Bande de loups porteurs de collier émetteur (noter le collier que porte le loup au centre) en hiver dans le parc national de Wood Buffalo (photo : L.N. Carbyn)

Le loup est l'une des espèces fauniques les plus controversées. De nombreux chasseurs et habitants de la campagne exigent qu'il soit exterminé dans les régions consacrées à l'élevage et là où il fait une concurrence directe à la chasse. Par contre, les conservationistes (les environnementalistes, les chasseurs, les naturalistes) et la société en général ont tendance à considérer cette espèce comme un symbole de notre rôle de gardien des régions sauvages. D'après les débats animés et les longues poursuites devant les tribunaux (Harbo et Dean, présente publication), il semble qu'en Amérique du Nord, les opinions contradictoires soient souvent inréconciliables. En Europe et dans une grande partie de l'Asie, le conflit a souvent été résolu en exterminant l'espèce. Conscient du problème que représente la préservation des loups dans le monde moderne, Ian McTaggart-Cowan considère cette question comme «une facette complexe mais importante de la conservation». Au début des années 1960, un célèbre zoologiste, le regretté Douglas Pimlott, a posé cette question fondamentale : «L'espèce existera-t-elle encore lorsque le XX^{e} siècle passera à l'histoire? Le loup pose l'un des plus importants problèmes de conservation de notre temps.» Au début des années 1970, selon John Theberge, des réponses positives à cette dernière question commençaient à poindre, mais l'avenir du loup dépendrait de l'attitude du public à son égard. Il convient donc de jeter un regard sur les événements récents et de placer l'état actuel des populations de loups dans une perspective historique afin de mieux comprendre leur condition présente au Canada et faire des prévisions (aussi nébuleuses soient-elles).

Des programmes inconséquents de lutte contre les loups ont été appliqués à une vaste échelle dans toute l'Amérique du Nord au cours de la première moitié du XX^{e} siècle, ce qui a entraîné la disparition de cette espèce dans certaines régions et sa quasi extinction dans d'autres. Les populations restantes vivent dans des régions éloignées, principalement dans le Nord. Depuis les 20 à 40 dernières années, cette espèce jouit d'une meilleure protection parce qu'il y a de plus en plus de gens, des citadins surtout, qui prennent la défense de cet animal. Les gens ayant un style de vie urbain, la plupart n'ayant jamais vu ni entendu un loup,

Figure 1
Représentation graphique du statut écologique de l'homme et du loup indiquant des scénarios possibles de gestion (dessin de Andrew Raszewski)

Figure 1



Les relations entre l'homme, les loups et les proies sont les facteurs déterminants de toute stratégie de gestion. L'homme et le loup sont tous deux prédateurs et partagent un statut écologique commun. La meilleure solution de gestion consiste donc à s'organiser pour que ces deux espèces de «prédateurs» coexistent. C'est là l'essence même de la politique actuelle de gestion et de conservation de la faune qui pose quelquefois des problèmes de mise en oeuvre.

ont voulu que cette espèce fasse partie de leur héritage faunique. Des lois de plus en plus protectrices ont été adoptées afin d'interdire toute pratique de contrôle aveugle.

Parallèlement, malgré la montée continue des sentiments anti-chasse, le nombre de chasseurs a augmenté. Les régions éloignées sont maintenant ouvertes, on consacre plus de temps aux loisirs et l'accès aux moyens techniques modernes comme les fusils de chasse et les véhicules tout terrain font peser de nouvelles menaces sur les populations d'ongulés. Pour ces raisons et probablement bien d'autres (notamment les hivers rigoureux), ces populations ont diminué dans bien des régions de l'Amérique du Nord : le caribou dans l'Arctique, le cerf dans l'est du Canada et le nord-est des États-Unis et l'orignal en Alaska et au Canada par exemple. Les populations d'ongulés servant de proies ont donc subi des pertes de plus en plus lourdes. Dans certains cas, les chasseurs ont blâmé les loups pour cette pénurie de proies, les environnementalistes blâment les chasseurs et les biologistes disent qu'il faut blâmer les deux à la fois. Cette question est embrouillée par des jugements de valeur portés par chaque groupe. De tels débats obligent les scientifiques à fournir les données nécessaires à la gestion des loups et des ongulés.

La figure 1 illustre les diverses possibilités qu'offrent différentes solutions en matière de gestion, qui vont des relations prédateur-proie non manipulées à un mode de gestion positif permettant aux humains, au loup et à la proie de coexister, en passant par un régime dominé complètement par l'homme. C'est là l'essence même de la stratégie actuelle en matière de gestion et de conservation de la faune, qui pose cependant parfois des problèmes d'application.

En Amérique du Nord, la recherche sur les loups a commencé par des études naturalistes faites par Murie dans le parc national du mont McKinley en Alaska au début des années 1940. Des études se sont poursuivies au cours des années 1950 et 1960. Au cours des 10 dernières années, l'aptitude de l'être humain à étudier les relations prédateur-proie s'est grandement améliorée grâce à la radio-télémétrie. Les biologistes ont appris certains détails et

certains aspects quantitatifs des interactions prédateur-proie (Keith, présente publication). Par exemple, nous savons maintenant que la prédation par les loups, principalement dans les relations ne comportant qu'une seule proie, peut constituer un important facteur limitatif. Les conséquences à long terme des cycles naturels prédateur-proie et des interactions avec l'habitat sont moins bien comprises, et seul le temps nous permettra de répondre à certaines de ces questions.

La science fait son autocritique. Dans certains cas, les découvertes actuelles justifient partiellement ceux qui ont toujours blâmé le loup pour la diminution des populations d'ongulés. Il serait enfantin d'essayer de simplifier cette épineuse question en criant «au loup», d'autant plus que maintenant l'écho nous renvoie «au chasseur». Des études à long terme comme celles qui sont faites actuellement dans le parc national du mont Riding, dans l'Isle Royale (Michigan) et au Minnesota nous préviennent de ne pas sauter aux conclusions, et il semble que les questions socio-politiques deviennent plus complexes à mesure que les informations biologiques se multiplient.

Depuis les dernières années, l'accent est mis de plus en plus sur l'élaboration de mesures de conservation. L'Union internationale pour la conservation de la nature et de ses ressources (UICN) a élaboré une stratégie mondiale de la conservation. Au Canada, les mesures nationales et provinciales de conservation sont encore au stade de la mise au point. Comme première étape de la conservation et de la gestion futures des loups, il convient de délimiter leur territoire actuel. La réunion de spécialistes du loup à un colloque tenu à Edmonton tombait donc à point.

Cette réunion avait pour objectif d'étudier l'état des populations de loups au Canada et d'aborder certains des problèmes relatifs à leur conservation. L'Alaska et certaines régions du nord du Montana et du Minnesota se partagent depuis toujours des bandes de loups avec le Canada. Le rapport qui a suivi ce colloque a été rédigé à l'intention du profane (que ce soit un naturaliste, un chasseur ou un agriculteur) et des scientifiques qui cherchent toujours à repousser les frontières de la connaissance. Les scientifiques ont la responsabilité de communiquer leurs découvertes à leurs confrères et au grand public. La présente publication vise à satisfaire les deux groupes de lecteurs. Le profane trouvera des exposés sur l'état des populations, des programmes de gestion relatifs à l'interprétation dans les parcs et les interactions loup-bétail qui sont d'un intérêt plus immédiat. Les exposés techniques portant sur la génétique, la dynamique des populations, la taxonomie et le comportement attirent probablement un groupe de lecteurs plus restreint. Plusieurs documents comportent des éléments intéressant les deux groupes de lecteurs. Par exemple, le profane peut trouver très intéressante la section consacrée aux changements apportés à la population de loups par l'être humain et négliger la taxonomie des sous-espèces. Dans les exposés sur l'état des populations, l'accent est mis sur les cartes de la répartition de l'espèce, les données historiques sur son abondance et l'identification de certains problèmes épineux comme les zones d'interaction loup-bétail. Ces exposés serviront de repères à partir desquels les changements dans la répartition de l'espèce pourront être évalués à l'avenir. Une étude de l'état taxonomique du loup a fourni une importante documentation fondamentale pour la rédaction des rapports régionaux. Les autres exposés traitent d'une variété de sujets; cependant, plusieurs thèmes portant sur la gestion et la conservation du loup dominent : trois d'entre eux portent sur les problèmes loup-bétail, deux sur les interactions loup-ongulé et un sur les relations loup-faune que perçoivent les visiteurs des parcs. L'exposé sur la différenciation des pistes du loup et du chien permet d'atténuer un problème qui prend de l'importance lorsque les loups se montrent à la limite de leur territoire actuel. Deux exposés provenant de l'Alaska portent sur les méthodes de chasse du loup dans la péninsule Kenai et sur les aspects socio-politiques de la gestion du loup.

Étant donné la complexité du problème et l'absence de données expérimentales, le premier exposé sur la génétique a été très controversé lorsque d'autres scientifiques l'ont étudié. Cet exposé a toutefois été conservé avec la permission des auteurs; il a entretenu un débat animé et permis à certains de proposer une autre façon de voir (Shields, présente publication). L'exposé portant sur les facteurs sociaux qui influent sur la reproduction des loups touche un sujet qui sera très important dans la gestion de ce prédateur.

On connaît probablement mieux la biologie du loup que celle de tout autre grand carnivore de l'Amérique du Nord, mais nous en sommes encore aux premières étapes de l'application de nos connaissances en vue d'une gestion efficace de l'espèce : cette gestion assurera sa survie et apportera une solution aux problèmes pratiques liés aux intérêts du consommateur qu'est l'être humain.

Le colloque a été parrainé par la Commission de la survie des espèces de l'UICN, et nous tenons à remercier L.D. Mech (président du Groupe d'étude du loup du SCF) pour sa coopération. L'atelier a été financé par un donateur privé et par le groupe Canadian Wolf Defenders. Divers organismes (voir la page 2) ont contribué aux frais de production de ce rapport. L'Institut Boréal de l'université de l'Alberta a fourni les services d'organisation et d'administration et nous remercions particulièrement le directeur R. Jamieson, et A. Moore, administrateur adjoint, pour leur appui. Nous exprimons également notre reconnaissance à trois étudiants en zoologie de l'université de l'Alberta, H. Cleator, D. Meleshko et M. Ramsay qui ont enregistré le colloque et nous ont aidé de diverses façons, sans oublier J. Gunson, N. Novakowski et P. Paquet pour leurs conseils utiles. Nous tenons à exprimer toute notre gratitude à E. Telfer qui a rendu le tout possible grâce à son appui et son encouragement. Tous les exposés ont été révisés par au moins deux spécialistes que nous remercions grandement. La Division des publications scientifiques et techniques du Service canadien de la faune, principalement P. Loshak, s'est occupée de la préparation finale en vue de la publication du rapport. Nous tenons à souligner la participation du personnel de Parcs Canada qui s'efforce de promouvoir la recherche sur les loups au Canada et qui nous a donné le temps et les encouragements nécessaires pour organiser cet atelier.

Perspective taxonomique des loups en Amérique du Nord

Ronald M. Nowak

1. Résumé

Le loup gris compte parmi les mammifères les plus variables et les plus dispersés. Il en existe actuellement 24 sous-espèces en Amérique du Nord, mais, d'après des études récentes, ce nombre devrait être réduit. Une analyse à deux variables de 363 crânes, représentant 19 sous-espèces, confirme les premières hypothèses, à savoir que l'affinité entre les loups se fait principalement dans la direction est-ouest et qu'il y a un changement prononcé du caractère dans la région frontalière entre le Canada et les États-Unis. On suppose qu'une population de loups d'Alaska isolée par la glaciation du pléistocène supérieur s'est répandue vers l'Est après le recul de la calotte glaciaire et que cette population a donné naissance à la plupart des sous-espèces actuelles en Alaska et dans l'ouest du Canada. Un autre groupe du pléistocène, trouvé au sud de la calotte glaciaire, aurait donné naissance aux sous-espèces de la majeure partie des États limitrophes des États-Unis et de la région supérieure des Grands lacs. Au cours des années 1940, les loups avaient été presque entièrement exterminés dans les États limitrophes du nord-ouest des États-Unis. Des spécimens recueillis par la suite dans cette région ressemblent aux loups qui se trouvent maintenant en Alaska et dans l'ouest du Canada.

Figure 1
Répartition mondiale primitive des loups (région ombrée)

Figure 1

Figure 2
Largeur de l'arcade zygomatique de crânes de loups et de coyotes. Les lignes horizontales indiquent la gamme, et les lignes verticales, la moyenne

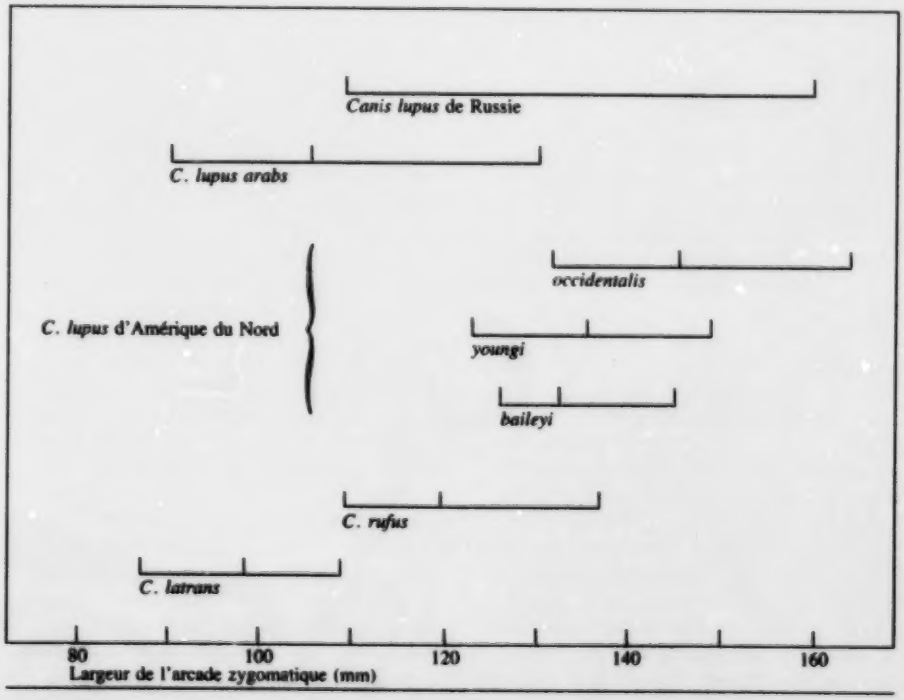
2. Introduction

Le loup gris (*Canis lupus*) a la plus grande aire de répartition naturelle (figure 1) de tous les mammifères vivants autres que l'*Homo sapiens*. À l'exception de l'homme, la seule espèce mammifère qui ait jamais eu un territoire naturel aussi vaste est le lion. Au cours du pléistocène supérieur et au début de l'époque récente, le lion, qui est également un gros carnivore très adaptable et qui vit en groupe, occupait à peu près les mêmes régions que celles où vit actuellement le loup, en plus de l'Afrique et du nord de l'Amérique du Sud (Hemmer, 1974).

Le loup gris est une espèce exceptionnellement variable aussi bien géographiquement qu'individuellement. Cette caractéristique a été transmise au chien domestique qui descend apparemment d'une des sous-espèces *C. lupus* de petite taille du sud de l'Eurasie. La présence de ces loups de taille relativement petite tout le long de la périphérie méridionale du territoire de cet animal a toujours causé certaines difficultés relativement à la classification systématique du groupe. En Amérique du Nord, ces sous-espèces de petite taille comprennent le loup du Mexique (*C. lupus baileyi*), le type algonquin de *C. l. lycaon* décrit par Kolenosky et Standfield (1975), et le loup roux (*C. rufus*) du sud-est. Ce dernier est le seul loup vivant que la plupart des autorités considèrent comme étant une espèce distincte du *C. lupus* (Nowak, 1979).

Dans l'ancien monde, le loup japonais de petite taille aujourd'hui disparu (*C. hodophilax*) est quelquefois considéré comme une espèce indépendante (Imaizumi, 1970*a*,*b*), et une sous-espèce disparue de très petite taille du sud de l'Espagne (*C. lupus deitanus*) était probablement en réalité un genre de chacal (Pocok, 1935). Même sans tenir compte de ces deux sous-espèces de loups, la variabilité de l'espèce *C. lupus* semble cependant plus prononcée en Eurasie qu'en Amérique du Nord. La figure 2 illustre comment les dimensions de la largeur de l'arcade zygomatique du crâne varient entre les loups de Russie (Novikov, 1962) et la sous-espèce *C. lupus arabs* de la péninsule arabique (Harrison, 1968). La figure 2 indique également les mesures d'une sous-espèce de taille forte, d'une de taille moyenne et de la plus petite des sous-espèces d'Amérique du Nord de *C. lupus* (Nowak, 1973). Les variations sont beaucoup moindres chez les spécimens d'Amérique du Nord. Lorsque nous comparons cependant les mêmes mesures faites sur des loups roux et des coyotes, tout le gradient des caractères semble à peu près égal en Amérique du Nord et dans l'ancien monde. Probablement que nos loups gris seraient de taille aussi petite que ceux de certaines parties de l'Eurasie s'il n'y avait pas de coyotes ni de loups roux.

Figure 2



3. Sous-spéciation du loup gris

Cet exposé porte principalement sur les relations intraspécifiques du loup gris de l'Amérique du Nord. Les 24 sous-espèces actuellement reconnues sur le continent (figure 3) proviennent en grande partie des travaux de Goldman (1944). Ce dernier n'a cependant pas employé des analyses statistiques ni des méthodes taxonomiques modernes. Il disposait de relativement peu de spécimens de certaines régions, particulièrement du Canada, et il existe maintenant des collections beaucoup plus importantes comme celles de l'université de l'Alaska, de l'université de la Colombie-Britannique, du ministère des Terres et Forêts de l'Ontario, des musées nationaux du Canada et des musées provinciaux de la Colombie-Britannique et de l'Alberta.

Des doutes ont été émis relativement au travail de Goldman au cours des 30 dernières années. Par exemple, selon des études récentes faites par Michael Bogan (communication personnelle) et par d'autres personnes du Musée national d'histoire naturelle des États-Unis, les sous-espèces *monstrabilis* et *mogollonensis* ne seraient pas séparées de la sous-espèce *baileyi*. Rausch (1953) croyait que les sous-espèces

tundrarum et *pambasileus* de l'Alaska ne pouvaient être différenciées l'une de l'autre d'après les critères établis par Goldman. Rausch met également en doute la validité de la sous-espèce *alces* de la péninsule Kenai en Alaska, dont Goldman ne possédait que 5 spécimens. L'état de cette sous-espèce se complique par le fait que la population primitive de Kenai a probablement été exterminée juste après le début du siècle et que des loups d'autres espèces ont quitté leur territoire pour entrer dans cette région. Le même genre de problème se pose dans d'autres régions où nous faisons des études systématiques.

D'après Kelsall (1968), les limites des territoires des sous-espèces dans le centre-nord du Canada [illustrées plus tard par Hall (1981)] n'ont aucun sens. Il fait remarquer que les loups des territoires désignés pour les sous-espèces *mackenzii* et *hudsonicus* envahissent annuellement les régions normalement habitées par les sous-espèces *occidentalis* et *griseoalbus*, pour chasser les troupeaux de caribous (*Rangifer tarandus*) sur des centaines de kilomètres. Banfield (1974) écrit que le nombre de sous-espèces au Canada pourrait être considérablement réduit au cours des études à venir. Jolicoeur (1959) a fait une analyse à variables multiples de près de 500 crânes de loups provenant de l'ouest du Canada et de l'Alaska et il en a conclu que le schème général de variation entre les populations échantillonnées suggère plus un continuum panmictique incomplet que des unités sous-spécifiques distinctes. Bien qu'il ait reporté à plus tard ses conclusions taxonomiques faute de matériel suffisant, selon lui, il y avait beaucoup trop de noms de sous-espèces. Il n'a trouvé qu'une seule population, celle de *crassodon* sur l'île de Vancouver, qui soit très différente de ses voisines immédiates. Il convient cependant de noter que des études plus récentes ont laissé entendre que les différences entre la sous-espèce *crassodon* et les populations continentales sont trop infimes pour justifier une distinction sous-spécifique (lettre de Mark Angelo de l'Institut de technologie de la Colombie-Britannique à L. David Mech, du US Fish and Wildlife Service, 13 janvier 1977). L'île de Vancouver constitue un autre endroit où les loups sont devenus apparemment très rares au début du XX^{e} siècle pour ensuite réapparaître en provenance d'autres régions.

Bien que la plupart des travaux récents aient indiqué que le nombre de sous-espèces était appelé à diminuer, au moins une étude suggérait le besoin possible d'une nouvelle lignée. Kolenosky et Standfield (1975) ont fait la distinction entre un «type boréal» septentrional et un «type algonquin» méridional à l'intérieur d'une sous-espèce actuellement reconnue de *lycaon*. Ils prétendent que «les territoires de ces deux types de *lycaon* se chevauchent sur une large bande de terre qui traverse le centre-est de l'Ontario, mais qu'il n'y a aucune preuve concluante d'entrecroisement» (les territoires approximatifs de ces deux sous-espèces sont divisés par la ligne pointillée sur la figure 3). Ces auteurs ont trouvé des différences morphologiques importantes entre ces deux types de *lycaon*, le type boréal étant plus gros et plus massif; 75 % des spécimens du type boréal se différenciaient complètement du type algonquin.

Les conséquences du travail de Kolenosky et de Standfield pourraient être considérables. Même si nos propres études (Nowak, 1979) indiquaient un chevauchement plus important des diverses populations de *lycaon*, notre échantillon était petit et notre méthode était très différente de la leur. En affirmant qu'il y a une importante séparation entre ces deux types de *lycaon* et même qu'il n'y a pas d'entrecroisement, ces auteurs laissent entendre qu'il peut y avoir une affinité entre le type algonquin de petite taille et son voisin du sud, le loup roux.

Ce débat indique le profond désaccord et la grande confusion qui existent encore en matière de taxonomie du loup. D'après nous, cette difficulté est due notamment au fait que le terme «sous-espèce» est souvent mal compris, principalement lorsqu'il est appliqué à *C. lupus*. Certains soutiennent que pour être considérée comme une sous-espèce, une population de loups doit posséder des différences marquées quant à la taille, la proportion ou la couleur. On me demande souvent d'identifier une sous-espèce à partir d'un seul spécimen consistant quelquefois seulement en une peau, un animal vivant, un fragment d'os ou même une photographie. Une telle identification est rarement possible étant donné que les noms de sous-espèces ne représentent généralement que les moyennes ou encore les tendances soi-disant existantes dans une région géographique. Souvent, les caractéristiques de sous-espèces voisines se chevauchent considérablement, et certains spécimens qui se trouvent bien à l'intérieur du territoire d'un groupe donné peuvent être presque identiques à certains spécimens trouvés dans les territoires d'autres groupes.

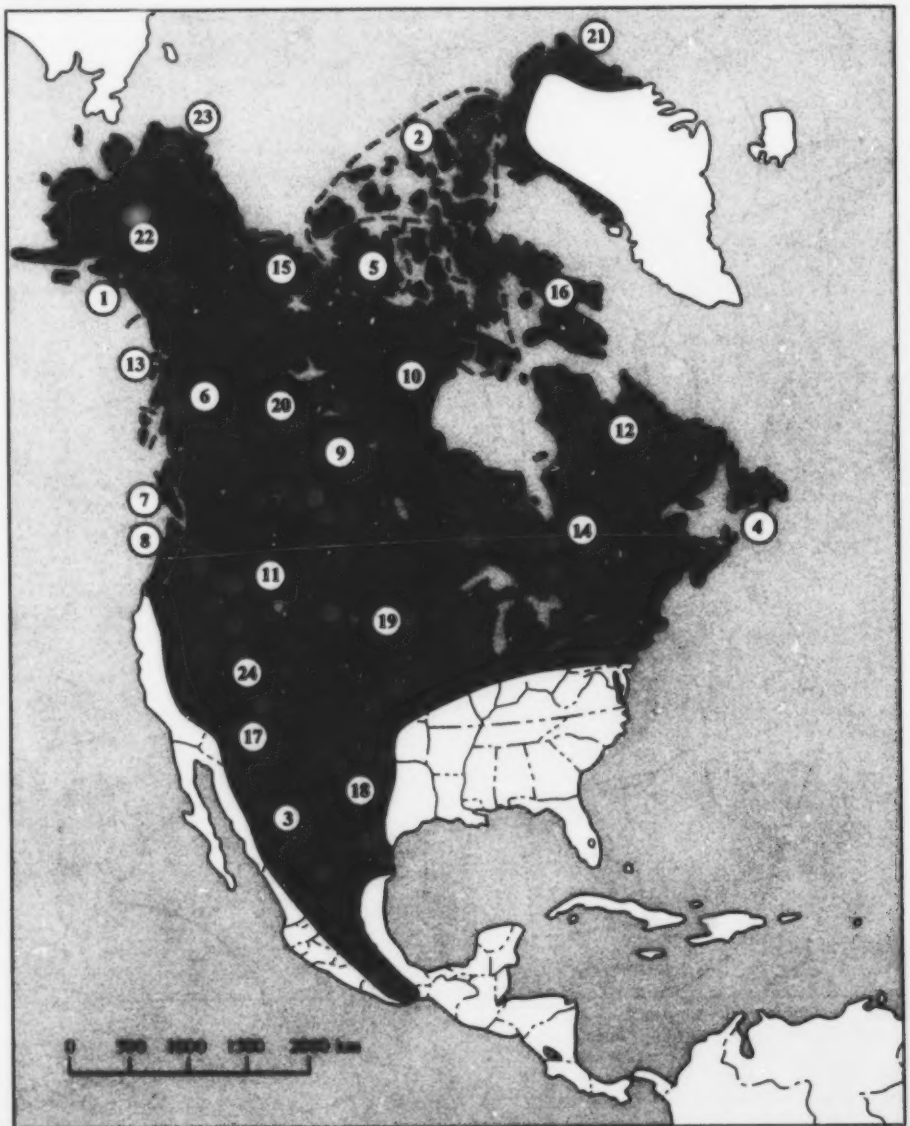
On a dit que les espèces étaient créées par Dieu, mais que les autres catégories taxonomiques comme les sous-espèces étaient inventées par l'esprit humain. La désignation des sous-espèces peut dépendre de la façon de voir du taxonomiste en question, du temps qu'il a consacré à un projet, de la quantité et de la répartition géographique des spécimens disponibles, et des méthodes d'étude utilisées. Deux chercheurs peuvent arriver à deux arrangements de sous-espèces très différents. Certains taxonomistes donnent des noms de sous-espèces toutes les fois que, selon eux, les différences moyennes sont suffisamment prononcées, même celles se manifestant selon une variation graduelle. D'autres croient que les sous-espèces devraient être désignées seulement lorsqu'il existe un important changement dans les caractères des animaux d'une même espèce dans une même zone géographique relativement étroite. D'autres encore n'aiment pas du tout utiliser des désignations de sous-espèces et préfèrent exprimer d'une autre façon cette variation à l'intérieur d'une même espèce.

À notre avis, après avoir mesuré des milliers de crânes de loups prélevés dans toute l'Amérique du Nord, Goldman s'en est remarquablement bien tiré avec le peu de matériel dont il disposait. Cependant, si nous devions refaire ses travaux, nous accepterions probablement ce que suggèrent la plupart des autorités récentes et nous désignerions un moins grand nombre de sous-espèces, si jamais nous le faisons. Nous n'avons jamais étudié à fond les relations intraspécifiques du loup gris. La figure 4 se fonde sur une analyse discriminante à variables multiples de 15 mesures crâniennes. Le loup roux et 15 sous-espèces de *C. lupus* y sont comparés. Seules les positions des spécimens de *C. rufus* (désignés par R) se détachent des autres. Les sous-espèces de *C. lupus* se

Figure 3
Répartition des sous-espèces présentement reconnues de *Canis lupus* en Amérique du Nord. Le territoire actuel est considérablement réduit comparativement au territoire historique représenté à la figure 7B

Figure 4
Analyse discriminante à variables multiples par échelons, qui compare les crânes de certaines sous-espèces de *Canis lupus* (autres lettres) et celui de l'espèce *C. rufus* (R). Seuls sont indiqués les mâles, ainsi que les positions marginales de chaque groupe (pour une explication de la méthode employée, voir Nowak, 1979)

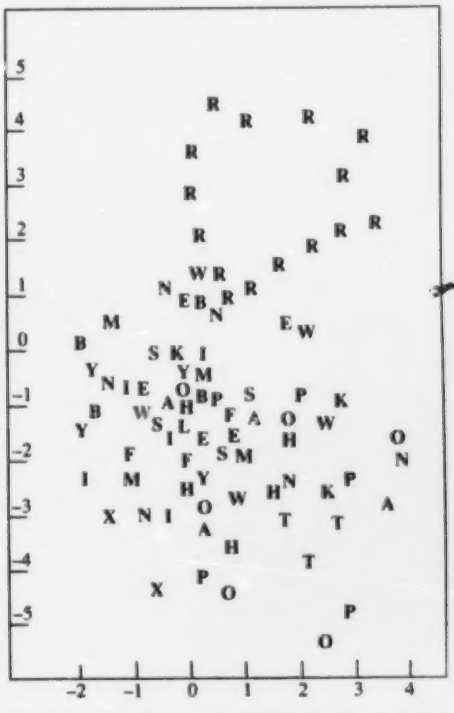
Figure 3



1	*Canis lupus alces*	7	*C.l. crassodon*	13	*C.l. ligoni*	19	*C.l. nubilus*
2	*C.l. arctos*	8	*C.l. fuscus*	14	*C.l. lycaon*	20	*C.l. occidentalis*
3	*C.l. baileyi*	9	*C.l. griseoalbus*	15	*C.l. mackenzii*	21	*C.l. orion*
4	*C.l. beothucus*	10	*C.l. hudsonicus*	16	*C.l. manningi*	22	*C.l. pambasileus*
5	*C.l. bernardi*	11	*C.l. irremotus*	17	*C.l. mogollonensis*	23	*C.l. tundrarum*
6	*C.l. columbianus*	12	*C.l. labradorius*	18	*C.l. monstrabilis*	24	*C.l. youngi*

Source : d'après Hall, 1981.

Figure 4



Source : Nowak, 1973.

chevauchent considérablement, laissant très peu de jeu pour des groupements simples.

4. Réévaluation des affinités

Comment classer ces affinités et que faire pour mettre à jour la taxonomie du loup gris? Il conviendrait de commencer par l'étude que Skeel et Carbyn (1977) ont faite sur les relations systématiques des loups dans 4 parcs nationaux du Canada. La figure 5 est extraite de leur rapport et indique l'emplacement des spécimens utilisés dans une analyse à variables multiples de 15 mesures de crânes. Cette analyse, brièvement résumée, indique les différentes affinités en allant de l'est à l'ouest : les sous-espèces *irremotus* (I), *nubilus* (N) et *lycaon* (L) semblent très proches les unes des autres et ont très peu d'affinités avec les trois échantillons (J, P, R) recueillis juste au nord,

Figure 5
Répartition des territoires des spécimens obtenus au cours d'une étude sur la taxonomie des loups dans les parcs nationaux canadiens

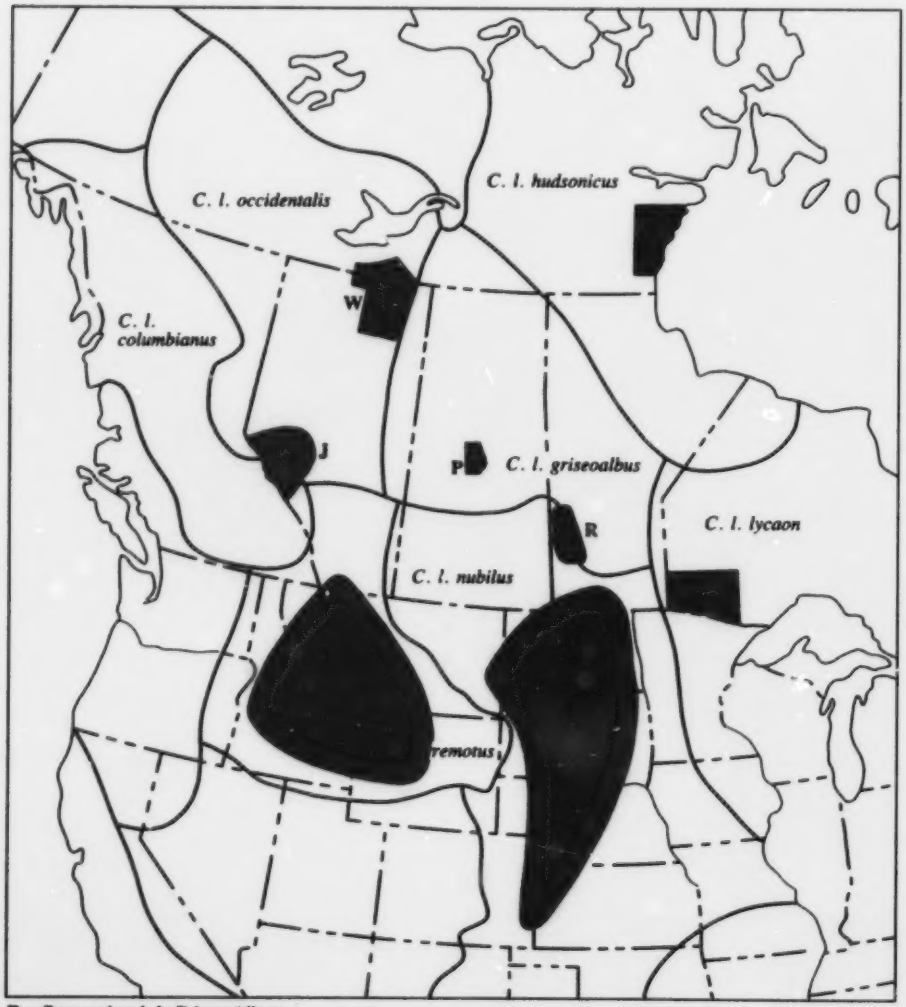
à l'intérieur du territoire des sous-espèces *occidentalis* et *griseoalbus*. Les trois échantillons (J, P, R) ont également de fortes affinités entre eux. Les deux échantillons recueillis plus au nord (W, H) se ressemblaient plus mutuellement qu'ils ne ressemblaient aux autres sous-espèces.

L'étude de Skeel et Carbyn nous donne l'impression qu'il y a probablement un important changement des caractères de *C. lupus* dans une zone couvrant la majeure partie de la région frontalière entre les États-Unis et le Canada, tendance qui se fait ensuite sentir vers le nord, dans l'ouest de l'Ontario. C'est probablement là qu'un chercheur tirera une ligne pour séparer une sous-espèce couvrant une grande partie du Canada d'une autre occupant la majeure partie des régions frontalières des États-Unis, ainsi que la partie ouest de la région canadienne des Grands lacs. Mech et Frenzel (1971) ont déjà supposé qu'il pourrait exister certaines affinités entre le loup des grandes plaines et ceux de l'ouest de la région des Grands lacs.

Nous nous sommes longtemps demandé s'il était possible de faire une distinction entre les loups le long des lignes susmentionnées. Nous n'avons cependant pu faire qu'une analyse rapide à double variable. Les deux mesures utilisées étaient la largeur maximale du crâne et la longueur de P4. Seuls des mâles représentant 19 sous-espèces ont été mesurés (la légende de la figure 6 donne le nom et la taille de l'échantillon de chaque sous-espèce). Il convient de signaler que l'échantillon de *lycaon* provient entièrement de la région de l'Ontario faisant partie de l'aire de répartition du type boréal traité par Kolenosky et Standfield (1975) et des zones voisines du Minnesota et de la partie supérieure de la péninsule du Michigan. La figure 6 ne donne que les positions moyennes de chaque sous-espèce, mais elle ne vise qu'à proposer un arrangement possible pour les études à venir. L'analyse donne cependant un aperçu qui correspond à l'impression que nous avons eue au cours des années en examinant un grand nombre de crânes de loups.

La figure 6 indique qu'il existe une variation générale de la taille des loups, allant des petits animaux de la sous-espèce *baileyi* aux gros animaux de la sous-espèce de l'Alaska et

Figure 5



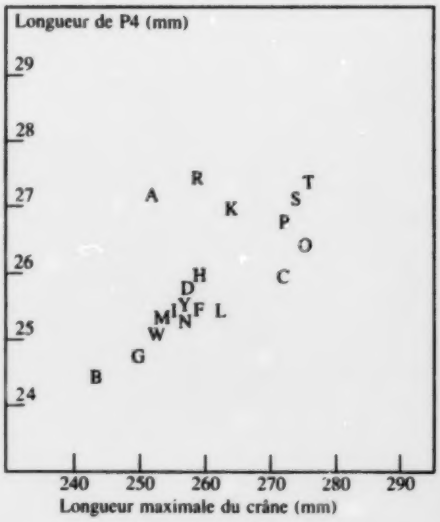
P Parc national de Prince-Albert
R Parc national du mont Riding et environs
J Parc national de Jasper – région d'Edson
W Parc national de Wood Buffalo
N *Canis lupus nubilus*
I *C. l. irremotus*
L *C. l. lycaon*
H *C. l. hudsonicus*

Source : reproduction avec la permission du Journal canadien de zoologie, Vol. 55, p. 740.

Figure 6
Analyse à deux variables des mesures de crânes de mâles appartenant à 19 sous-espèces de *Canis lupus*, montrant la relation entre la longueur du crâne et P4

Canis lupus columbianus, l'une des plus grandes sous-espèces de loups. La photographie a été prise dans le parc national de Jasper (photo : H. Fuhrer)

Figure 6



A *Canis lupus arctos* (*N* = 14)
B *C. l. baileyi* (*N* = 19)
C *C. l. columbianus* (*N* = 10)
D *C. l. crassodon* (*N* = 8)
F *C. l. fuscus* (*N* = 10)
G *C. l. mogollonensis* (*N* = 18)
H *C. l. hudsonicus* (*N* = 11)
I *C. l. irremotus* (*N* = 15)
K *C. l. mackenzii* (*N* = 5)
L *C. l. ligoni* (*N* = 26)
M *C. l. monstrabilis* (*N* = 10)
N *C. l. nubilus* (*N* = 24)
O *C. l. occidentalis* (*N* = 37)
P *C. l. pambasileus* (*N* = 20)
R *C. l. bernardi* (*N* = 6)
S *C. l. griseoalbus* (*N* = 8)
T *C. l. tundrarum* (*N* = 14)
W *C. l. lycaon* de l'Ouest (*N* = 84)
Y *C. l. youngi* (*N* = 24)

du nord-ouest du Canada. On a supposé que les différences existant entre ces populations de loups gris reflètent simplement la taille des principaux animaux dont ils se nourrissent. Ce fait constitue incontestablement un facteur, mais leur plus grosse proie, le bison (*Bison bison*), constituait une des principales sources d'alimentation des loups de la sous-espèce *nubilus*, qui n'étaient pas particulièrement gros. Parallèlement, les loups qui font une forte consommation de cerfs (*Odocoileus* spp.) peuvent être de taille relativement grande comme le *ligoni* du sud-est de l'Alaska ou de petite taille comme le type algonquin du *lycaon*. Les loups qui se nourrissent d'orignal (*Alces alces*) peuvent être de grande taille comme le *pambasileus* ou de taille moyenne comme ceux de l'Isle Royale (dont certains spécimens font partie de l'échantillonnage du *lycaon* de l'ouest).

À la figure 6, les moyennes des sous-espèces qui occupent la majeure partie de l'Alaska et de la partie continentale de l'ouest du Canada (*tundrarum*, *pambasileus*, *occidentalis*, *columbianus* et *griseoalbus*) sont relativement près l'une de l'autre. Un autre groupement est formé par les moyennes des sous-espèces qui se trouvent dans les montagnes et les plaines de l'ouest des États-Unis (*irremotus*, *youngi*, *nubilus* et *monstrabilis*), dans la région des Grands lacs (*lycaon* de l'Ouest) et le long de la côte du Pacifique aux États-Unis et dans le sud-ouest du Canada (*fuscus* et *crassodon*). La sous-espèce de l'extrémité sud-est de l'Alaska (*ligoni*) n'est pas bien éloignée de ce groupement. La sous-espèce méridionale de petite taille (*baileyi*) s'écarte quelque peu des autres loups de l'ouest des États-Unis. Le *C. hudsonicus* du centre-nord du Canada est, sur ce graphique, plus près de la plupart des loups des États-Unis que de ses voisins du Canada, mais cette position peut être due au fait que notre

Figure 7*a*
Étendue maximale de la glaciation du pléistocène en Amérique du Nord. Les régions ombrées indiquent les secteurs possibles de survie des populations de loups

échantillon était trop petit et que nous n'avons pas étudié plus de caractères.

La sous-espèce *mackenzii* de la côte arctique du Canada semble être intermédiaire entre la sous-espèce continentale de grande taille et les loups des îles de l'extrême Arctique. Ces derniers (*arctos* et *bernardi*) s'écartent du principal gradient des caractères indiqués sur le graphique. Cette position est due aux crânes relativement courts et aux grosses dents des animaux. Selon Jolicoeur (1959 et 1975), ces traits seraient peut-être dus en partie à des facteurs propres au milieu : l'hiver long et rigoureux peut empêcher le crâne d'atteindre sa taille maximale. D'après lui, des facteurs d'évolution étaient aussi en cause. Le crâne de quelques-uns de ces loups arctiques ressemble à celui de certains *C. lupus* du pléistocène supérieur trouvés dans les carrières de goudron de Rancho La Brea en Californie (Nowak, 1979). Dans les deux cas, le crâne a tendance à être très large et les dents ont également tendance à être relativement grosses par rapport à la longueur totale du crâne. Il est probable qu'une population permanente de ces loups ait été chassée par la glaciation du pléistocène vers le sud jusqu'en Californie où elle a disparu par la suite et vers le nord-est jusque dans le refuge de Pearyland dans le nord du Groenland.

Les déplacements des calottes glaciaires du pléistocène supérieur sont peut-être largement responsables du groupement systématique actuel des loups. La figure 7*a* indique l'étendue maximale de la glaciation ainsi que la survie hypothétique des populations de loups dans les régions épargnées par les glaces dans le centre des États-Unis, le nord du Groenland et en Alaska (qui touchait alors à la Sibérie). Le recul des glaciers à la fin du pléistocène a probablement été la cause du déploiement de la population du Groenland à travers tout l'Arctique, de celle de l'Alaska et de la Sibérie dans l'ouest et le centre du Canada et de la population du centre des États-Unis dans les montagnes et les plaines de l'Ouest et de la région ouest des Grands lacs. Une autre population de loups aurait été isolée dans le sud-est par les glaciers et la présence du loup roux au sud. Cette population aurait gagné l'est de la région des Grands lacs après le recul des glaces et se serait

Figure 7*a*

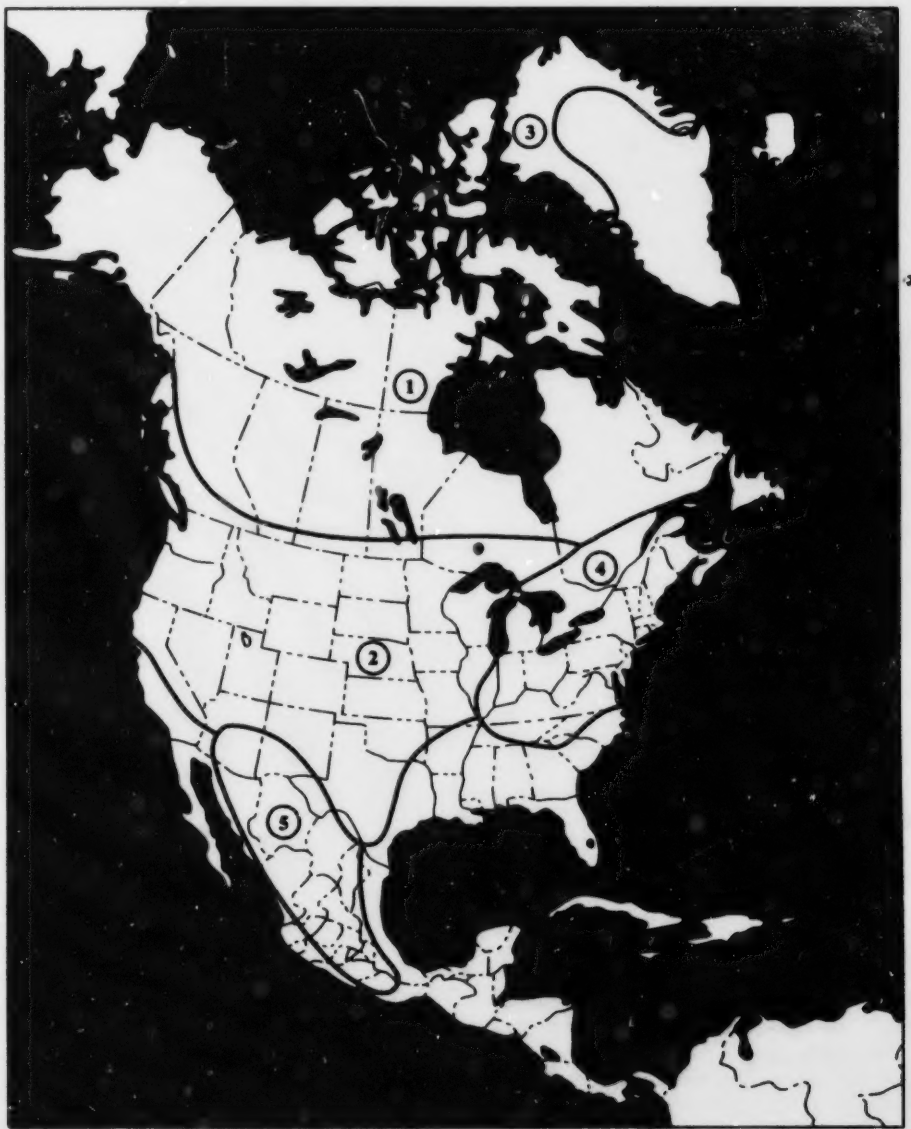
1 Groupe du Nord
2 Groupe du Sud
3 *Canis lupus arctos*
4 *C. l. lycaon* de l'Est
5 *C. l. baileyi*

Figure 7*b*
Répartition hypothétique des loups après le recul des glaces au pléistocène

finalement aventurée plus loin lorsque le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) a étendu son territoire vers le nord à la fin du XIX^{e} siècle (Kolenosky et Standfield, 1975). Entre temps, la sous-espèce *baileyi* aurait été isolée jusqu'à un certain point par des régions désertiques au sud-ouest. Il ne fait aucun doute qu'il y avait de très petits loups gris au Mexique au cours du pléistocène. Le plus petit crâne de *C. lupus* d'Amérique du Nord que nous ayons jamais vu a été trouvé dans les gisements de San Josecito Cove dans la partie centrale du Nuevo Leon (Nowak, 1979). Ce site contenait également les restes de *C. dirus*, de coyotes et d'une espèce non décrite de *Cuon*, l'espèce des dholes ou chiens de chasse maintenant limitée à l'Asie.

D'après ces théories géologiques et notre étude rapide de spécimens de loups, un arrangement systématique possible de *C. lupus* de l'Amérique du Nord serait assurément semblable à celui de la figure 7*b*. Il y a un groupe septentrional principal consistant en familles apparentées de loups qui proviennent tous de la population isolée au nord-ouest de la glaciation, un groupe représentant les loups qui ont été isolés au sud, un groupe arctique descendant des loups du refuge de Pearyland, le type oriental ou algonquin du *lycaon* et le *baileyi* de petite taille du sud-ouest. L'inclusion des sous-espèces canadiennes du nord-est (*manningi, labradorius* et *beothucus*) dans le groupe septentrional principal est purement arbitraire, étant donné que nous n'avons eu que très peu de spécimens à notre disposition; ces populations (et même les *hudsonicus* juste à l'ouest) ont probablement plus d'affinités avec le groupe méridional principal. Dans les autres cas, les lignes de la carte correspondent aux zones où les changements dans les caractères semblent évidents. Il nous est impossible de dire encore si les 24 sous-espèces d'Amérique du Nord actuellement reconnues devraient être réduites à 5, nombre qui correspond aux groupements indiqués sur la carte, mais un grand nombre de problèmes et de questions demeurent. Toutefois, la figure 7*b* présente un cadre hypothétique qu'un futur chercheur pourra utiliser dans une révision systématique de *C. lupus*.

Figure 7*b*



1 Groupe du Nord
2 Groupe du Sud
3 *Canis lupus arctos*
4 *C. l. lycaon* de l'Est
5 *C. l. baileyi*

Figure 8
Répartition décroissante des loups et limites de leur territoire

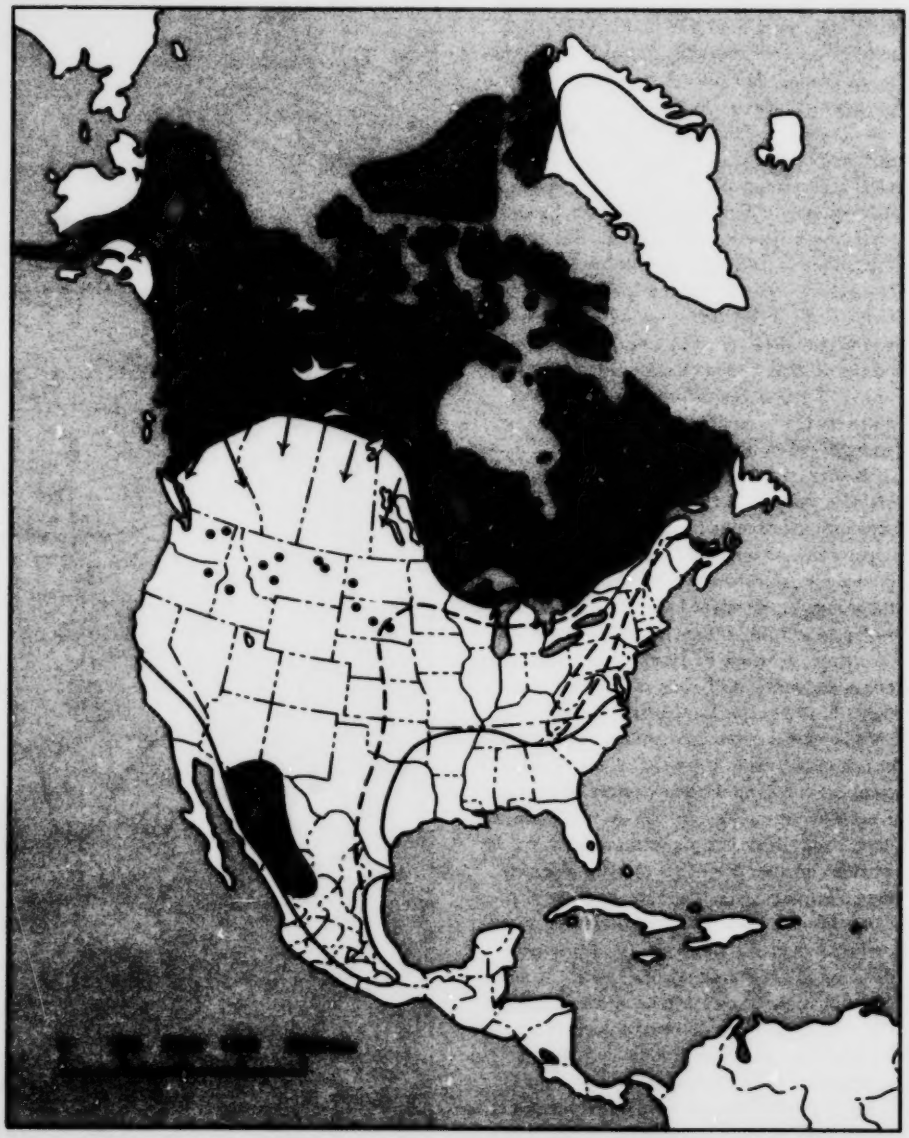
5. Changements systématiques causés par l'homme

Les futurs taxonomistes auront tous le même problème : dans beaucoup d'endroits, ils ne trouveront que très peu de nouveaux spécimens. Près de la moitié des sous-espèces actuellement connues sont peut-être déjà éteintes. Quelques-uns des territoires désignés de ces sous-espèces ont été envahis par les loups venant des territoires d'autres sous-espèces. Les populations de loup ont diminué même sur les îles arctiques; les sous-espèces *orion* du Groenland et *bernardi* des îles Banks et Victoria ont probablement été éliminées et leur territoire a sûrement été occupé par les sous-espèces *arctos* (Nowak, R.M., The gray wolf in North America, rapport inédit fait pour le compte du New York Zool. Soc. et du US Bur. Sport Fish. Wildl., 1974).

La figure 8 indique la tendance générale à la baisse de la population des loups gris en Amérique du Nord (Young, 1944; Nowak, 1975). Vers 1900, cette espèce avait disparu de la moitié orientale des États-Unis, sauf dans certaines parties des Appalaches et la région du cours supérieur des Grands lacs. Vers 1930, à l'époque où le bétail abondait déjà dans l'Ouest et où le gouvernement, les entreprises et les éleveurs menaient une lutte intense contre les loups, il y avait tout lieu de croire que cette espèce était presque exterminée. Elle était disparue de presque toute la moitié occidentale des États-Unis et de la majeure partie du sud-ouest du Canada. Même au coeur de ce qui lui restait comme habitat, sa principale proie, le caribou, était, dit-on, sérieusement menacée de disparition.

Ensuite, des années 1930 au début des années 1950, la situation s'est complètement modifiée, semble-t-il, à cause de plusieurs facteurs : la valeur des fourrures a diminué après la grande crise, les gens et l'État ont été absorbés par la Deuxième Guerre mondiale, et une meilleure gestion du gibier a permis d'augmenter le nombre des espèces pouvant servir de proies. Quelle qu'en soit la raison, ce fut l'un des plus remarquables retours de la faune dans l'histoire. Les loups se sont répandus dans un immense territoire en forme d'arc s'étendant de l'Alaska et ils ont envahi les territoires des caribous

Figure 8



Territoire original de *Canis lupus*
Territoire en 1900
Territoire en 1930

Les points indiquent les localités du nord-ouest limitrophe américain où des spécimens de *Canis lupus*, examinés par l'auteur, ont été recueillis entre 1941 et 1978. Les flèches indiquent l'extension actuelle des territoires.

Figure 9
Analyse à deux variables des mesures de crânes de loups mâles

jusqu'aux Grands lacs d'où ils sont passés à l'Isle Royale en traversant sur la glace. La plus grande augmentation du nombre de ces loups semble avoir eu lieu dans le sud-ouest du Canada, principalement en Alberta, en Saskatchewan et au Manitoba où le loup a repris de vastes régions de son ancien territoire et où il a été vu à des endroits où aucun habitant ne se rappelait en avoir déjà vu.

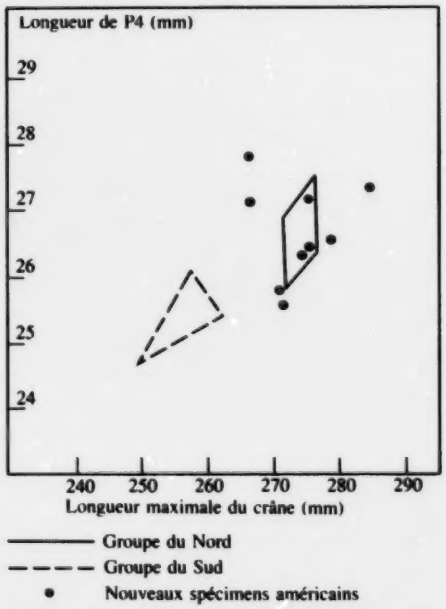
La réaction des hommes a été rapide et brutale. Des programmes de lutte de grande envergure ont été mis sur pied en Alaska et au Canada et l'avance du loup a été jugulée. Depuis cette période, cependant, la répartition du loup gris est demeurée relativement stable et la baisse continuelle de cette population depuis 300 ans semble avoir été arrêtée. Il faut toutefois ajouter que certaines populations résidentes ont disparu depuis, plus particulièrement dans plusieurs îles arctiques, dans la partie supérieure de la péninsule du Michigan et dans le nord du Wisconsin, dans les monts Cascades de l'Oregon et dans la région frontalière États-Unis–Mexique. Le loup du Mexique a continué à diminuer et il ne reste peut-être maintenant que quelques douzaines d'animaux de cette espèce.

Pendant et après l'augmentation du nombre de loups dans l'ouest du Canada, quelques animaux solitaires et de petits groupes de loups ont de nouveau été observés dans le nord-ouest des États-Unis. Il est maintenant évident que quelques loups sont régulièrement présents dans cette région, principalement dans l'ouest du Montana (Ream, 1980, Ann. Report, Wolf ecology, université du Montana). On s'est longtemps demandé si ces loups sont les survivants d'une population qui habitait à l'origine le territoire des États-Unis ou si ce sont des envahisseurs venus du Canada.

Nous supposions plus haut que les loups de la majeure partie du continent pourraient être divisés à peu près à la frontière entre les États-Unis et le Canada en groupes principaux du Nord et du Sud, les animaux du Nord étant en moyenne de taille beaucoup plus grande. La figure 9 représente une analyse à double variable de la longueur maximale du crâne par rapport à la longueur P4 des mâles et indique les limites des positions moyennes des sous-espèces septentrionales (*tundrarum*, *griseoalbus*, *pambasileus*, *occidentalis* et *columbianus*) et des sous-espèces méridionales (*ligoni*, *crassodon*, *fuscus*, *youngi*, *irremotus*, *nubilus*, *monstrabilis* et *lycaon* de l'Ouest) d'après la figure 6. À la figure 9, nous avons tracé seulement les limites des positions moyennes des groupes du Nord et du Sud. La position de chacun des 8 crânes intacts de mâles adultes trouvés dans la région frontalière du nord-ouest des États-Unis depuis 1941 a également été marquée. Les positions de ces crânes se trouvent toutes à l'intérieur ou à proximité des limites des moyennes du groupe septentrional.

Notre étude était trop brève et elle était basée sur trop peu de caractères pour nous permettre de nous prononcer de façon définitive sur l'origine des loups qui se trouvent actuellement dans l'ouest des États-Unis. Ce sujet et celui des relations intraspécifiques générales du loup gris nécessitent de plus amples recherches.

Figure 9



La ligne pleine entoure les positions moyennes des sous-espèces indiquées par les symboles T, S, P, O et C dans la figure 6. La ligne pointillée entoure les positions moyennes des sous-espèces indiquées par les symboles G, W, M, I, N, Y, D, F et L dans la figure 6. Les points montrent les positions de huit spécimens mâles recueillis dans le nord-ouest limitrophe américain entre 1941 et 1978.

État et gestion des populations de loups en Colombie-Britannique

Frank S. Tompa

1. Résumé

Ce document retrace l'historique de la gestion du loup en Colombie-Britannique. Une répression démesurée de cet animal pendant la première moitié du siècle est à l'origine de la quasi-extinction de l'espèce dans l'île de Vancouver et d'une baisse substantielle des populations continentales, mais, depuis l'introduction dans les années 1960 de mesures de protection, les populations de loups commencent à se rétablir dans toute la province. Le loup est à l'heure actuelle considéré comme un animal très intéressant tant pour la chasse sportive que pour sa fourrure et il jouit d'une protection absolue dans tous les parcs nationaux et dans certains parcs provinciaux. La répression ne vise plus que les loups qui attaquent le bétail ou menacent la sécurité de l'homme. Sur une population provinciale évaluée à 6300 animaux, de 200 à 450 sont pris au piège ou chassés, et de 50 à 200 sont capturés par mesure de contrôle.

2. Historique

Les documents qui relatent l'histoire du loup *Canis lupus* en Colombie-Britannique sont rares. L'abondance de cet animal et le déclin du cerf (*Odocoileus hemionus columbianus*) dans l'île de Vancouver au début du siècle sont consignés dans les rapports des agents de la faune provinciaux entre 1905 et 1928. Le loup n'était pas considéré comme les autres formes de gibier; il a de plus en plus été pourchassé en vertu d'un régime de primes, et plus tard empoisonné. Par la suite, les rapports font état du nombre décroissant des populations et, en 1920, l'espèce s'était raréfiée dans l'île de Vancouver.

Les rapports des agents de la faune ne contiennent pas de données numériques fiables sur les populations de loups du continent. Bien que les loups aient été présents dans toute la province, sauf dans les secteurs de l'extrême sud, il semble qu'ils n'aient été nombreux nulle part avant le tournant du siècle. Toutefois, les rapports annuels des agents de la faune et de la Commission provinciale du gibier (1929–1955) font mention de l'accroissement des populations de loups dans les régions septentrionales et centrales de l'intérieur, depuis le début des années 1920 jusqu'à la fin des années 1940.

Tableau 1
Nombre de loups abattus pour la prime (1909–1955) et dans le cadre des programmes de contrôle (1934–1955)* (Plan de gestion des loups, 1979)

Année	Nb. de primes payées	Année	Nb. de primes payées	Nb. d'animaux pris par l'organisme responsable 1934–1955†
1909	655	1934	222	1
1910	581	1935	561	14
1911	467	1936	837	10
1913	277	1937	828	13
1914	382	1938	915	2
1915	299	1939	1159	s.o.
1916	210	1940	1659	25
1917	s.o.	1941	1002	30
1918	s.o.	1942	1039	8
1919	124	1943	1017	21
1920	84	1944	1321	27
1921	s.o.	1945	1202	26
1922	303	1946	932	26
1923	162	1947	1102	52‡
1924	195	1948	1156	66
1925	291	1949	1180	92
1926	336	1950	991	211
1927	344	1951	753	107
1928	452	1952	728	216§
1929	411	1953	544	207
1930	312	1954	415	113
1931	310	1955	202	60
1932–33	Supression de la prime			

*Tiré du rapport annuel de 1955. Au milieu des années 1970, environ 200 animaux étaient tués annuellement dans le cadre des programmes de contrôle.
†Aucune donnée n'est fournie pour la période 1909–1933.
‡Chasseurs d'animaux prédateurs, recrutés par la Direction du contrôle des prédateurs établie en 1947.
§Utilisation accrue des stations d'appâtage.

Apparemment, l'augmentation signalée existait réellement et faisait suite à une expansion progressive de l'orignal (*Alces alces*) dans toute la province (Programme préliminaire de gestion de l'orignal, 1979, ministère de l'Environnement, Colombie-Britannique).

L'accroissement des populations de loups sur le continent a suscité de vives inquiétudes, comme l'indiquent les rapports annuels, notamment parmi les guides, les chasseurs et les propriétaires de ranchs. Le régime de primes mis sur pied au début du siècle est passé de 2,50 $ à 40 $ en 1948 [Programme préliminaire de gestion du loup (PWMP), 1979, ministère de l'Environnement, Colombie-Britannique]. Automatiquement, le nombre d'animaux capturés par les chasseurs bénéficiant de ces primes a augmenté (tableau 1). Bien que l'espèce ne jouisse pas du statut de gibier ou d'animal à fourrure dans la province, une récolte considérable de loups tués pour leur fourrure a été enregistrée (tableau 2). Des redevances sur les peaux

Tableau 2
Nombre de peaux de loup vendues pour la fourrure (1919–1945)*

Année	Nb. de peaux	Année	Nb. de peaux
1919	178	1933	446
1920	188	1934	841
1921	306	1935	837
1922	642	1936	828
1923	364	1937	915
1924	486	1938	1311
1925	215	1939	1349
1926	537	1940	167
1927	454	1941	169
1928	422	1942	943
1929	329	1943	1280
1930	363	1944	1157
1931	310	1945	71
1932	85		

*Données de Statistique Canada. Non disponibles de 1946 à 1964.

vendues ont été temporairement retenues entre 1920 et 1939 (PWMP).

Ce programme renvoie également à l'établissement en 1947 d'une Direction du contrôle des prédateurs dans le cadre de la Commission provinciale du gibier. L'usage du poison est peu à peu devenu le principal moyen de répression du loup au cours des années 1950, surtout grâce à l'adoption du composé 1080 (fluoroacétate de sodium). Les fonctionnaires provinciaux, les propriétaires de ranchs et les guides ont dispersé sur le sol et projeté du haut des airs de gros appâts dans les exploitations de bétail, de même que sur les étendues sauvages. Ce programme a pratiquement entraîné, en 1955, l'extermination du loup dans les régions septentrionales et centrales occupées par les troupeaux de bétail (rapport de la Commission provinciale du gibier, 1956). Les loups ayant continué d'abonder dans certaines régions sauvages, la dissémination des appâts a été étendue aux inlets et aux îles situées au large. Entre temps, le versement de primes pour la chasse du loup a pris fin en 1955.

La dissémination d'appâts dans les étendues sauvages a cessé en 1961, bien qu'une répression assez faible du loup ait persisté dans les régions occupées par le bétail et dans les zones de chasse intense. Les rapports annuels de la Commission du gibier ont toutefois commencé de faire état de la préoccupation croissante relative à la diminution des prédateurs et à la multiplication des populations d'ongulés sauvages. La Commission de surveillance des prédateurs a été dissoute en 1963 (PWMP) et jusqu'à la fin de 1973, la gestion du loup s'est effectuée à l'échelon régional. En 1966, le loup ayant reçu le statut de «gros gibier, mais non celui d'animal à fourrure», le piégeage de l'espèce a été abandonné. En 1968, la chasse du loup a été interdite dans l'île de Vancouver et dans le sud de la Colombie-Britannique, où l'espèce était en voie d'extinction. Le PWMP décrit l'instauration progressive d'une limite de prises (1 à 3) dans la plupart des régions de la province pour favoriser la reconstitution de l'espèce dans les étendues sauvages.

En 1970, un droit de 40 $ sur les trophées de chasse pour les non-résidents a été établi puis transformé en droit de permis d'espèce de 75 $, en plus du permis de chasse de 78 $ (1980–1981, Hunting Reg. Synopsis, ministère de l'Environnement, Colombie-Britannique). En 1976, le loup s'est vu décerner le statut d'animal à fourrure et, à l'hiver de 1976–1977, le piégeage a été autorisé dans les régions septentrionales et centrales où les loups abondaient (PWMP). La saison de piégeage s'est étendue en 1980–1981 au nord de l'île de Vancouver. Les redevances versées pour les peaux de loup vendues sur le marché de la fourrure atteignaient 2,28 $ en 1980–1981 (1980–1981, Trapping Synopsis, ministère de l'Environnement, Colombie-Britannique).

3. État actuel des populations

3.1. Classification

D'après Cowan et Guiguet (1965), la partie continentale de la Colombie-Britannique est avant tout habitée par *C. l. columbianus* et l'île de Vancouver par *C. l. crassodon*; l'état de la sous-espèce et de la population de *C. l. fuscus* dans les régions côtières continentales demeure incertain. La présumée invasion récente de la partie orientale de l'île de Vancouver par les loups du continent peut avoir compris des membres de la dernière sous-espèce (I. Hatter, communication personnelle).

3.2. Répartition et abondance

À l'heure actuelle, il existe des loups dans toute la province sauf dans les zones côtières et intérieures immédiatement au nord de la frontière internationale (figure 1) et l'archipel de la Reine-Charlotte. Toutefois, quelques animaux ont fait des apparitions fortuites dans le sud-est de la province, aux confins de la Colombie-Britannique, de l'Alberta et du Montana, éveillant ainsi l'espoir du rétablissement d'une population de loups permanente du nord au sud, dans les montagnes Rocheuses.

Bien qu'il soit difficile d'obtenir des chiffres précis, la population des loups semble s'être reconstituée dans toutes les parties de la province que ces derniers habitaient avant l'application des programmes de contrôle des années 1950. D'après les études locales, les apparitions et les pistes signalées, les difficultés déclarées concernant la faune, l'étendue du territoire occupé et l'accessibilité de l'habitat, la population provinciale des loups était évaluée en 1979 à 6300 bêtes (PWMP). Il existe dans les régions septentrionales, centrales et côtières des populations allant de modérées à élevées et des populations faibles dans les endroits élevés et la partie méridionale du territoire occupé par cet animal. Les chiffres concernant des régions continentales choisies montrent une densité de 1 loup par 70 à 171 km^2 (PWMP). Les densités locales particulièrement élevées signalées dans l'île de Vancouver atteignent 1 par 11,6 à 16,7 km^2 dans un bassin hydrographique actuellement à l'étude (D. Hebert *et al.*, 1980, Direction des pêches et de la faune, ministère de l'Environnement, Colombie-Britannique, rapport inédit).

4. Gestion

4.1. Objectifs, stratégie et politique

La gestion des loups vise principalement à maintenir des populations viables de cet animal en Colombie-Britannique partout où elles n'entrent pas en conflit avec les autres utilisations des terres, par exemple dans les zones d'élevage du bétail. Les populations de loups peuvent fluctuer librement, c'est-à-dire en fonction des proies accessibles et d'autres conditions du milieu; le contrôle ne doit être envisagé que

Figure 1
Répartition des loups en Colombie-Britannique

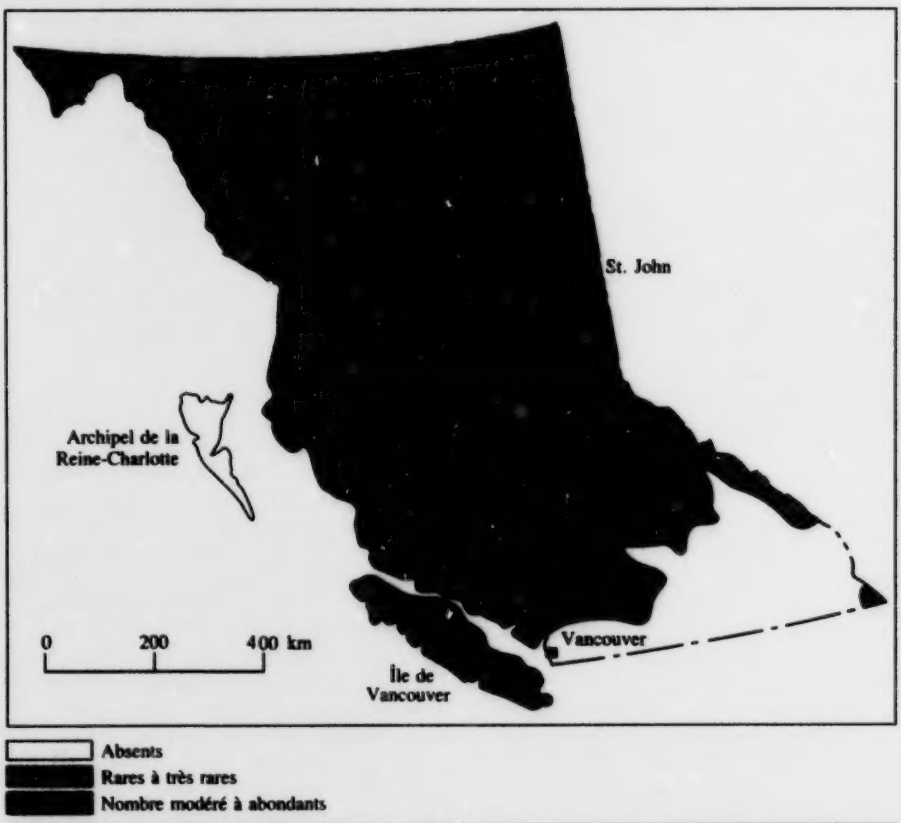
de façon provisoire et circonscrite pour prévenir la diminution alarmante au niveau local des principales espèces qui leur servent de proies (PWMP). À l'heure actuelle, les loups de la Colombie-Britannique ne sont pas contrôlés au même titre que les autres espèces d'animaux sauvages qui ont besoin d'être protégés.

4.2. Chasse sportive et piégage

Jouissant du statut de gros gibier et d'animal à fourrure, le loup ne peut être capturé que de façon contrôlée et restreinte dans la province. La saison est ouverte seulement à l'automne et en hiver, lorsque les peaux sont vendables; il n'y a pas de saison de chasse dans les régions où le loup est rare. La limite de prises de 1 à 3 bêtes est déterminée tous les ans selon l'abondance relative du loup dans chaque région de gestion de la faune. La chasse à longueur d'année et les limites de prises annuelles de 10 loups ne sont autorisées que dans certaines zones où sévissent des difficultés chroniques en raison de populations nombreuses (1980–1981, Hunting Reg. Synopsis, ministère de l'Environnement, Colombie-Britannique). Les trappeurs de loups ne sont pas visés par les limites de prises saisonnières.

À l'exception des prédateurs abattus par les propriétaires de ranchs afin de protéger leur cheptel pendant l'été, la majorité des loups récoltés par la chasse et le piégeage sont mis sur le marché pour la vente de la fourrure. Au cours des 16 dernières années, 171 peaux de loups ont été vendues en moyenne chaque année pour leur fourrure et ont rapporté en moyenne 15 354 $ (tableau 3). Les fluctuations annuelles dans le nombre de loups capturés reflètent les changements climatiques qui influent sur la récolte beaucoup plus que les prix du marché ou les variations de population (B. Saunders, Direction des pêches et de la faune, ministère de l'Environnement, communication personnelle). En outre, de 2 à 4 douzaines de ces animaux sont abattus chaque année en guise de trophées par les chasseurs non résidents (PWMP). Le nombre approximatif de 200 à 250 animaux capturés à l'occasion de la chasse sportive et du piégeage représente entre 3 et 7 % de la population des loups de la province.

Figure 1



4.3. Aires de protection

Les loups sont protégés dans tous les parcs nationaux de la Colombie-Britannique, de même que dans les deux parcs provinciaux de Gray (5400 km^2) et de Robson (2200 km^2). Ce dernier est contigu aux vastes étendues des parcs nationaux albertains. Aucun des parcs nationaux de la Colombie-Britannique n'est considéré comme étant assez grand pour abriter et nourrir des populations de loups (L. Carbyn, communication personnelle).

5. Recherche

5.1. Projets dans l'île de Vancouver

Un programme destiné à des étudiants diplômés et appuyé par la Direction des pêches et de la faune a porté sur les habitudes alimentaires et l'organisation sociale du loup *C. l. crassodon* dans l'île de Vancouver sur un territoire de 530 km^2 à l'ouest de la baie Kelsey (Scott, 1979; Scott et Schackleton, 1980). Toujours dans le même secteur de l'île, un autre programme pour étudiants mis sur pied pour étudier le rôle de prédateur joué par les loups vis-à-vis les jeunes du cerf mulet est sur le point d'aboutir (I. Hatter, communication personnelle).

Tableau 3
Nombre et valeur des peaux de loup vendues pour la fourrure (1965–1980)*

Année	Nb. de peaux	Prix moyen ($)	Valeur totale ($)
1965	94	24,00	2 256
1966	102	16,98	1 732
1967	25	24,80	620
1968	54	41,83	2 259
1969	91	49,50	4 505
1970	39	49,55	1 932
1971	91	50,66	4 610
1972	265	57,26	15 174
1973	156	82,56	12 879
1974	117	84,88	9 931
1975	190	90,55	17 205
1976	151	116,45	17 584
1977	443	105,41	46 697
1978	406	145,79	59 191
1979	286	107,35	30 702
1980	228	80,65	18 388
Moyenne	171	70,51	15 354

*Plan de gestion des loups, 1979; B. Saunders, communication personnelle.

5.2. Interaction entre le loup et le caribou

Une étude de 3 ans sur l'interaction entre les loups et les caribous, entreprise par la Direction des pêches et de la faune de la Colombie-Britannique, a pris fin en 1981 (D. Eastman, 1981, Direction des pêches et de la faune, ministère de l'Environnement, Colombie-Britannique, rapport inédit). Une attention particulière a été accordée à la relation existant entre la présence des loups et le taux de mortalité chez les jeunes caribous (*Rangifer tarandus*). Le projet visait deux territoires distincts dans le nord de la Colombie-Britannique dont le milieu est à peu près identique, soit le mont Level et le chaînon Horseranch. Le premier a servi à vérifier les hypothèses. Dans le second, 24 loups ont été retirés au cours des trois hivers consécutifs de 1978, 1979 et 1980 pour vérifier les changements survenus dans le taux de survie des jeunes caribous.

5.3. Interaction entre le loup et le bétail

L'équipe de la Direction des pêches et de la faune a, avec le concours des propriétaires de ranchs, étudié l'interaction entre le loup et le bétail dans la vallée de Bulkley pendant les deux saisons de pâturage de 1979 et 1980. Le projet visait à recueillir des renseignements sur la relation entre la présence des loups et le taux de mortalité dans les pâturages d'été éloignés et sur l'influence des méthodes d'élevage sur les habitudes de prédation propres au loup (D. Hatler, 1981, Direction des pêches et de la faune, ministère de l'Environnement, Colombie-Britannique, rapport inédit).

Les données sur la gestion du loup dans la province ont été analysées et évaluées afin de faciliter la planification de futurs programmes et de mieux saisir les relations de cause à effet dans les situations de conflits provoquées par la présence des loups (Tompa, présente publication).

6. Problèmes de gestion du loup

6.1. Répartition des conflits suscités par le loup

La majorité des conflits concernent les attaques du loup à l'endroit des animaux domestiques, bien qu'un nombre croissant de situations mettant la sécurité de l'homme en cause aient été signalées en 1979, 1980 et 1981. La majorité des plaintes proviennent des propriétaires de ranchs de bétail et des habitants ruraux vivant dans le centre de la province et le long de la côte orientale de l'île de Vancouver. Entre janvier 1978 et mars 1981, d'après les plaintes formulées et vérifiées, 117 secteurs de conflits ont été recensés (figure 2). Dans 9 de ces secteurs, les difficultés étaient causées par des loups solitaires et dans les 108 autres, par des couples ou des bandes (Tompa, présente publication).

Les loups sont tenus responsables des pertes de bétail évaluées à un minimum de 65 000 $ par an entre 1978 et 1980 (Tompa, présente publication). Bien que ces pertes ne constituent pas une menace pour l'industrie du bétail, elles risquent de faire peser sur chaque éleveur un fardeau considérable.

6.2. Politique et méthodes

En vertu de la politique actuelle (directives ministérielles sur la gestion des prédateurs, 1979, ministère de l'Environnement, Colombie-Britannique, inédit), les loups qui tuent, mutilent ou harcèlent les animaux domestiques ou menacent la sécurité de l'homme font l'objet d'une réaction répressive sur les lieux mêmes. Les plaintes sont examinées par des fonctionnaires spécialisés du ministère avant qu'une décision ne soit prise. Si les méthodes d'élevage sont jugées comme étant la cause directe des conflits, toute mesure de contrôle est refusée et une amélioration des méthodes d'élevage est recommandée. Le ministère ne garantit absolument pas une situation exempte de tout conflit avec les prédateurs, et il n'est pas responsable sur le plan financier ou juridique des dommages causés par la faune.

En 1974–1975, un comité consultatif provincial et plusieurs comités régionaux sur la gestion des problèmes de la faune ont été créés pour conseiller le gouvernement et aider à l'élaboration des principes directeurs ainsi qu'à la planification et à l'application des programmes de gestion. Les comités se composent de représentants des ministères de l'Agriculture et de l'Alimentation et de l'Environnement et d'importantes organisations de producteurs et d'écologistes de la province. Ils ont joué un rôle capital dans la mise au point de la politique et des programmes actuels de gestion du loup.

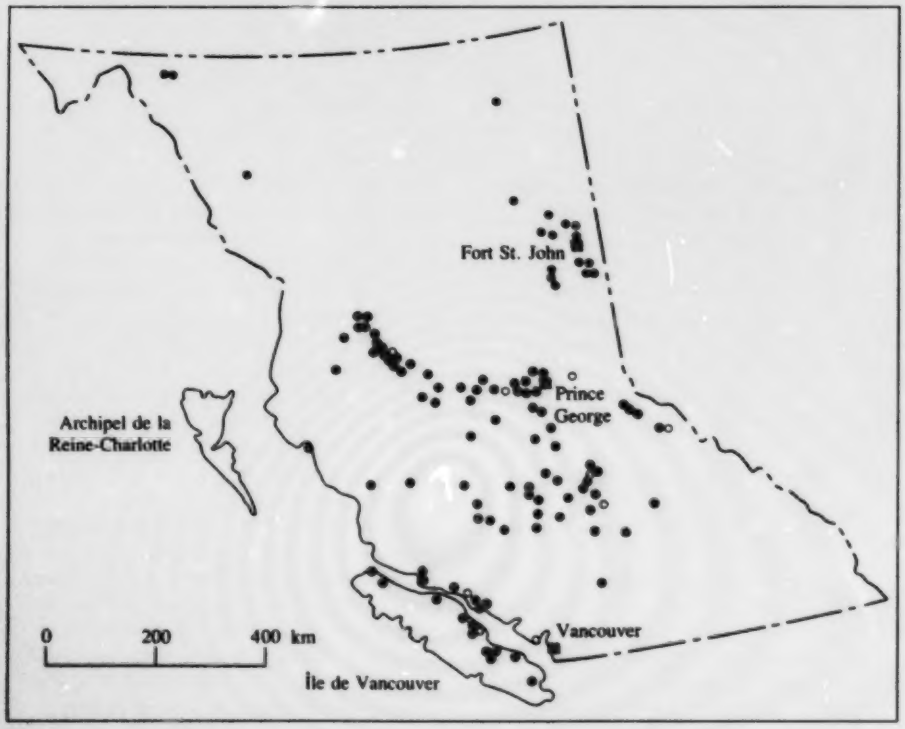
6.3. Méthodes de contrôle

Avant 1979, la première tactique dans le règlement des conflits avec les loups consistait en un contrôle sur place au moyen d'appâts empoisonnés (strychnine, cyanide et composé 1080). De petits appâts étaient disposés pour supprimer chaque animal incriminé, tandis que les gros appâts servaient à réduire le niveau des populations locales ou à maîtriser les problèmes causés par une bande. À titre préventif, des appâts ont été déposés dans les endroits où des pertes de bétail attribuées au loup étaient confirmées, à l'occasion de programmes entrepris au terme de l'hiver et juste avant la saison de reproduction du bétail.

Un moratoire sur les appâts empoisonnés a été établi en décembre 1978. Pendant la durée de ce moratoire, le contrôle des loups s'exerçait principalement par la chasse aérienne

Figure 2
Secteurs de conflits loup-bétail en Colombie-Britannique, 1978–1981

Figure 2



● Bandes et couples (N = 108)
○ Conflits impliquant un loup (N = 9)

pratiquée par des fonctionnaires désignés par le ministère. Le moratoire a été révoqué en juin 1979 par le ministre de l'Environnement; de nouveau, les appâts empoisonnés ont été employés à partir de juillet 1980, alors qu'un permis autorisant l'utilisation de pesticides, notamment des appâts au composé 1080, par des fonctionnaires autorisés par le ministère est entré en vigueur (Tompa, présente publication).

À l'heure actuelle, les appâts empoisonnés ne peuvent être utilisés que dans les cas où la chasse et le piégeage ne peuvent résoudre les conflits avec les loups (directives ministérielles sur la gestion des prédateurs, 1979, ministère de l'Environnement, Colombie-Britannique, document inédit). La chasse sur le terrain relève généralement du hasard, c'est-à-dire prendre le loup sur le fait. La chasse aérienne n'a qu'un impact limité et localisé pendant l'hiver, période où les pertes de bétail attribuables aux loups sont faibles. La méthode est coûteuse (jusqu'à 2000 $ par loup) et les risques de capturer des loups innocents semblent élevés (Tompa, présente publication).

Le piégage ne s'est pas révélé une excellente méthode pour limiter les populations de loups en raison du manque de trappeurs expérimentés dans la province, surtout dans les zones d'élevage du bétail. À l'heure actuelle, l'accent est mis de plus en plus sur l'utilisation de pièges destinés à prendre l'animal par les pattes ou le collet, afin de répondre à des besoins spécifiques.

Bien que les dispositions de la Loi sur la faune (1979) autorisent les éleveurs à abattre le loup sur place ou à le capturer au piège, le permis délivré par la Direction des pêches et de la faune en vertu de la Loi sur les pesticides (1979) réserve l'emploi des appâts au composé 1080 aux fonctionnaires autorisés par le ministère. Ce permis (125-15-80:85, Direction du contrôle des pesticides, 1980, ministère de l'Environnement, Colombie-Britannique) limite rigoureusement l'utilisation des appâts au composé 1080, afin de garantir la sécurité maximale du public et de l'environnement et de prévenir les effets nuisibles sur les populations de loups des régions sauvages. Les appâts empoisonnés ne sont pas permis dans les programmes de contrôle entrepris dans les étendues sauvages (aucun n'est en vigueur à l'heure actuelle). Au maximum 250 appâts individuels peuvent être utilisés chaque année. La quantité de composé 1080 (13 mg) contenue dans l'appât vise à tuer un loup tout en minimisant les risques d'empoisonnement des autres animaux. Au maximum 12 appâts individuels peuvent être placés dans un lieu ayant été la scène d'une attaque certaine par les loups. Les appâts sont enfouis dans le sol ou sous une couche de neige et une odeur propre à attirer l'animal est ajoutée. Les appâts encore en place après deux semaines doivent être enlevés.

Bien que les carcasses de loups tués par ce produit soient difficiles à repérer, rien n'indique que cette méthode se révèle moins efficace pour résoudre les problèmes locaux causés par le loup que les autres méthodes répressives (Tompa, présente publication). Malgré l'absence de résultats tangibles en matière de contrôle, le composé 1080 est utilisé de préférence aux produits à base de strychnine et de cyanide parce qu'il limite considérablement les risques d'atteinte à la sécurité de l'homme et du milieu (Tompa, Pesticide Rev., 1979, rapport inédit). Depuis la réintroduction du composé 1080 dans les programmes de contrôle de juillet 1980 à mai 1981, 47 % (N = 149) des 320 appâts pour les loups ont été absorbés par cet animal et 17 % (N = 54) par des espèces non visées, dont 28 coyotes (9 %).

En 1978, 1979 et 1980, le nombre des loups malfaisants supprimés grâce à cette

Le castor représente une proie de choix pour le loup
(photo : SCF)

méthode a été de 186, 56 et 138 respectivement (Tompa, présente publication), soit de 1 à 3 % de la population provinciale. Ces chiffres expriment une incidence de contrôle maximale plutôt qu'absolue, étant donné qu'ils comprennent les loups soi-disant morts (en l'absence de carcasses) après avoir absorbé les appâts empoisonnés. Aucun indice n'est venu confirmer le déclin des populations de loups dans la province grâce aux mesures de contrôle imposées dans le cadre de la politique actuelle.

État et gestion des populations de loups en Alberta

John R. Gunson

1. Résumé

Ce document donne un aperçu de l'historique et de la gestion du loup en Alberta au cours des deux derniers siècles. Le déclin de ces populations s'est produit à deux reprises, soit entre 1880 et 1920 et entre 1952 et 1956, et, dans les deux cas, il était attribuable à un contrôle par l'homme. En Alberta, une population évaluée à 5000 loups occupe actuellement un territoire d'environ 404 000 km^2, dont la majeure partie de la zone «verte»[1] et une portion des terres habitées. Les aires de protection totale dans trois parcs nationaux et trois étendues sauvages provinciales couvrent 19 053 km^2 (environ 3 % de la province). Le contrôle des loups dans les années 1970 se bornait aux secteurs où le bétail était victime de prédation. Moins de 2 % de la population provinciale a été supprimée chaque année. Les études de populations et les études biologiques sont ici résumées.

2. Territoire et nombre

2.1. Historique

En 1754, Anthony Henday, le premier Blanc à explorer le centre de l'Alberta, mentionnait dans son journal à propos d'un territoire qui devrait constituer plus tard la région limitrophe entre la Saskatchewan et l'Alberta «des multitudes de loups», et il ajoutait plus tard «je ne saurais dire qui des loups ou des bisons sont les plus nombreux» (Burpee, 1907). Ces remarques montrent bien que les loups, *Canis lupus*, et les ongulés, surtout le *Bison bison*, abondaient dans le nord des prairies à l'époque des explorateurs et même bien avant ainsi qu'au début de la traite des pelleteries. Un grand nombre des observations historiques subséquentes et des programmes de gestion concernant le loup en Alberta ont été analysés par Stelfox (1969), Nowak (1974, rapport inédit de la New York Zool. Soc. et du US Bur. Sport Fish. Wildl.), Carbyn (1974) et Mattson et Ream (1980, rapport inédit, univ. du Montana).

David Thompson a observé des loups dans la vallée de l'Athabasca (actuel parc national de Jasper) en 1810 (Carbyn, 1974) et Alexander Henry a pu en observer un grand nombre au pied des montagnes à l'ouest de Rocky Mountain House en 1811 (Coues, 1897). Les membres de l'expédition Palliser en 1857–1860 (Spry, 1963) ont signalé que les loups étaient nombreux dans toutes les prairies et les avant-monts, et qu'ils abondaient particulièrement dans la région de la rivière Bataille; et ils ont consigné les récits des Indiens sur les épidémies de rage sporadiques chez les loups. McDougall (1898) rapporte que les loups sont extrêmement nombreux autour des camps de chasse au bison en 1865 et qu'ils tuent les chevaux des Indiens.

Les loups abondaient au moins jusqu'en 1870 dans les prairies et les avant-monts de la région qui devait s'appeler plus tard Alberta. Ils habitaient également les montagnes et les forêts septentrionales, mais sans doute en densité moindre. Au cours des années 1860 et 1870, des hardes de bisons ont été systématiquement abattues pour leur peau et leur chair. Les autres ongulés ont été considérablement décimés par les chasseurs qui approvisionnaient les villes et les camps miniers et probablement aussi par les hivers très rigoureux, alors que les loups étaient empoisonnés pour leur fourrure et pour les punir de leur rapine dans les réserves de viande. Le *wolfing* — empoisonnement du loup au moyen de la strychnine insérée dans des carcasses de bisons — devint une méthode facile et lucrative d'abattre ce prédateur (Rodney, 1969). Pendant les années 1870 et 1880, les troupeaux de bovins gagnaient le nord à partir de l'ouest des États-Unis et, dès 1885, les rapports signalent que le bétail est victime des loups (McCowan, 1950), surtout aux abords des montagnes où ces derniers demeurent plus nombreux. Le bison ayant été pratiquement exterminé vers 1890 et le bétail devenu commun, des mesures énergiques ont été adoptées pour réduire le nombre des loups dans la province actuelle de l'Alberta. Un régime de primes fut instauré en 1899 (Pimlott, 1961).

Stelfox (1969) a estimé que les loups étaient très rares vers 1900 sur les pentes orientales des Rocheuses et pratiquement inexistants dans les prairies et les parcs du centre de la province, bien que Williams (1946) ait aperçu deux loups avec des louveteaux près de la rivière Milk et d'autres dans la partie extrême sud, entre 1923 et 1925. Le même auteur poursuit en faisant remarquer la baisse des populations de loups dans le nord de l'Alberta entre 1900 et 1930. Le déclin de cet animal dans les forêts boréales de l'ouest et du nord est probablement attribuable dans une large mesure à l'usage de strychnine par les trappeurs pendant l'hiver, au piégeage et à la disparition d'une bonne partie des ongulés, surtout du wapiti (*Cervus elaphus*) (Millar, 1915; Cowan, 1947).

Soper (1964) mentionne la présence de loups dans le parc national de Wood Buffalo en 1925, et apparemment l'expansion du territoire et la multiplication des loups vers le sud-ouest (et peut-être vers l'est à partir de la Colombie-Britannique) au cours des années 1930 et 1940. Ces animaux ont été signalés au sud de Grande Prairie vers 1935 (Stelfox, 1969); ils étaient répandus au nord de la rivière Athabasca en 1939 (Soper, 1964) et occupaient les environs du parc national de Jasper dans les années 1930 (Anderson, 1938; Clarke, 1942; Stelfox, 1969). Plus au sud, les loups ont atteint le parc national de Banff en 1943 (Green, 1951) et des individus solitaires ont fait leur apparition en 1943 dans le parc national des lacs Waterton, dans l'extrême sud-ouest de la province, après l'extermination qui avait eu lieu en 1922 en raison des dégâts causés au bétail (Cowan, 1947).

Le retour en force des loups dans les régions nord et ouest a rapidement suscité de nouvelles préoccupations au sujet du gibier (Callison, 1948). Dans les années 1940 et 1950, les populations de loups du parc national de Jasper ont été réduites dans le cadre du programme de gestion des ongulés et pour maîtriser la rage (Cowan, 1947; Carbyn, 1974). Leur nombre a aussi été restreint dans le parc national de Wood Buffalo en 1941–1942, 1948–1949, 1951–1952 (Fuller et Novakowski, 1955), réduction qui s'est poursuivie au cours des années 1952–1953, 1953–1954, 1957–1958 et 1959–1960 (L. Carbyn, communication personnelle). Soper (1948) mentionne la sérieuse prédation dont a souffert le bétail dans la région de la rivière de la Paix. Stelfox (1969) estime que le rétablissement progressif des populations de loups est en rapport avec le peu de piégeage pratiqué pendant les années de guerre (1939–1945) et avec

[1]Terme propre à l'Alberta.

Des programmes d'empoisonnement peuvent exterminer des bandes entières. Les loups ci-dessous ont été empoisonnés dans les années 1960 sur un lac près du parc national de Prince-Albert en Saskatchewan (photo : L.N. Carbyn)

le nombre croissant des ongulés. Bien que le nombre de loups abattus pendant les années de guerre ait été assez important (Todd et Geisbrecht, 1979), l'activité des trappeurs s'est révélée plutôt faible à la fin des années 1940 et au début des années 1950.

2.2. Contrôle de la rage (1952–1956)

En juin 1952, des cas de rage étaient signalés chez le renard roux (*Vulpes vulpes*) dans le nord-est de la province, l'infection ayant été propagée par les populations extrêmement denses de renards des Territoires du Nord-Ouest avoisinants. En février 1953, la maladie avait atteint les coyotes (*Canis latrans*) dans le sud de l'Alberta et de nombreuses autres espèces sauvages et domestiques (Ballantyne et O'Donoghue, 1954). Dans la région de Fort Vermilion, dans le nord-est de l'Alberta, la rage a été diagnostiquée chez un loup examiné en laboratoire, tandis que plusieurs autres également contaminés se sont attaqués aux habitants et ont transmis la maladie aux porcs et aux bovins (Ballantyne, 1957, ministère de l'Agriculture de l'Alberta, rapport inédit). Des sentiers de piégeage pour contrôler les carnivores ont été installés en bordure des forêts dans la zone agricole et les environs de certaines localités du nord. De 1952 à 1956, le nombre des loups exterminés par empoisonnement à la strychnine, les collets, le piégeage et la destruction des tanières a été évalué à 5461 (Ballantyne, 1958). Stelfox (1969) estime que 90 % des loups ont été tués dans le nord-ouest de l'Alberta; il a évalué à 5000 individus la population provinciale en 1952 et entre 500 et 1000 pendant la période de 1956 à 1960.

2.3. Populations et expansion territoriale (1957–1976)

Quoique la répression des loups de 1952 à 1956 ait surtout visé les bêtes atteintes de la rage, le contrôle s'est poursuivi de 1957 à 1966 pour des raisons relatives à la gestion des ongulés, mais à un rythme plus lent. Sur les terres provinciales, des efforts ont été tentés pour tenir compte, dans les mesures de contrôle, du nombre de gros gibier abattu, des conditions de l'habitat, des populations de loups, des récoltes de la chasse, et de la répartition (Stelfox, 1958, Division des pêches et de la

Figure 1
Étendue et secteurs de protection totale de *Canis lupus* en Alberta, en 1981

faune, Alberta, rapport inédit). Les aires de répartition et le nombre estimatif des loups ont été indiqués et des mesures de contrôle ont été recommandées dans certains secteurs (Stelfox, 1964, 1965, Division des pêches et de la faune, Alberta, rapport inédit). La répression de cet animal dans les parcs nationaux de la province a pris fin en 1959 (Carbyn, 1974).

Les loups se sont multipliés pendant toute cette période; Stelfox (1969) évaluait leur nombre à 3550 en 1965–1966. À partir de cette date, les loups ont occupé des territoires en permanence au moins jusqu'à la rivière Bow à l'ouest de Calgary, et des animaux solitaires ont été aperçus jusqu'au ruisseau Pincher et près du parc national des lacs Waterton (Stelfox, 1969). En 1970, les loups sont apparus plus au sud, dans la région de la rivière Highwood, et, en 1976, ils semblent avoir tué du bétail à l'extrémité du chaînon Livingstone. Un loup solitaire a été abattu en 1971 aux environs des collines Cyprès dans le sud-est de la province.

En 1966, le contrôle du loup dans le cadre du programme de gestion du gros gibier prenait fin, mais ici et là, la répression subsistait à cause de la prédation dont était victime le bétail. En 1972, les plaintes relatives aux attaques du bétail par le loup ayant pris de l'ampleur, un contrôle annuel est entré en vigueur (Gunson, 1973, Division des pêches et de la faune, Alberta, rapport inédit).

2.4. État actuel des populations (1977–1981)

Les populations de loups se sont probablement stabilisées dans la plus grande partie de la province au cours des dernières années. Cet animal a vraisemblablement recommencé à occuper les petites zones forestières des territoires habités (figure 1). Chaque année, le bétail fait l'objet de prédation dans ces régions et les pâturages communautaires avoisinant les terres forestières publiques. En 1981, la superficie totale occupée s'élevait à 404 000 km^2. En extrapolant les évaluations contenues dans les études effectuées sur trois régions (Fort McMurray, collines Swan et rivière Simonette), on arrive à une population de 4000 animaux pour toute la province avec une densité moyenne de 1 loup par 101 km^2 (Fuller et Keith, 1980; Bjorge et Gunson, présente publication). Toute-

Figure 1

fois, les populations de deux de ces régions ont été réduites par le piégeage et l'empoisonnement et, à Fort McMurray, la troisième région (1 loup par 151 km^2), la population était limitée à cause du faible nombre des ongulés. Il se pourrait donc que la population provinciale soit légèrement supérieure aux évaluations et atteigne peut-être 5000 loups.

L'expansion du territoire vers le sud le long des montagnes et des avant-monts à l'ouest amorcée pendant la période de 1957 à 1976 ne s'est pas poursuivie entre 1977 et 1981. Le territoire à l'extrême sud habité par des loups prolifiques semble être la région du bras nord-ouest de la rivière Oldman, où au moins une bande a été signalée de 1977 à 1979 (Mattson et Ream, 1980, rapport inédit, univ. du Montana).

3. Réglementation et politique

Entre 1899 (Pimlott, 1961) et 1954 (voir Todd et Geisbrecht, 1979, pour une révision du montant des primes), des primes étaient octroyées en Alberta pour la capture des loups.

Depuis 1964, les loups ainsi que les coyotes et les carcajous (*Gulo gulo*) sont classés dans la catégorie des carnivores à fourrure (art. 2 du règlement 356/79 de l'industrie de la fourrure) en raison du comportement de prédateur qu'ils peuvent manifester. Les habitants ont le droit d'abattre sans permis et à n'importe quel moment de l'année les loups qui se trouvent sur la plus grande partie des terres concédées.

Depuis la fin des années 1960, la politique de gestion des ongulés s'inspire du principe suivant : les prédateurs ne doivent être supprimés que si la mortalité qu'ils provoquent réduit le nombre des proies. Cette forme de limitation à l'égard des loups n'a pas été pratiquée depuis 1966, bien que le rapport ongulé-prédateur n'ait fait l'objet d'aucune étude suffisante dans la plupart des régions.

Le loup jouit d'une protection absolue dans trois des quatre parcs nationaux (Banff, 6641 km^2; Jasper, 10 878 km^2 et Waterton, 526 km^2) et dans trois étendues sauvages montagneuses de juridiction provinciale (au total 1008 km^2). Les autochtones ont la permission de faire du piégeage dans le parc national de Wood Buffalo qui est éloigné. La superficie totale où cet animal est protégé couvre 19 053 km^2, soit environ 3 % de la province.

4. Gestion de la chasse

Dans la plupart des zones forestières, les habitants peuvent abattre un loup pendant la saison du gros gibier, qui s'étend de septembre à la fin de mai. Actuellement, il faut être en possession d'un certificat spécial, bien qu'avant 1981, un permis valide de chasse du gros gibier ait également été requis. Les non-résidents peuvent chasser le loup en saison en vertu d'un permis de chasse prévu pour eux. Le loup étant de nature méfiante, les chasseurs ne réussissent guère à en abattre. Il est considéré par certains comme un trophée de choix, mais le coût élevé (150 $) du permis de chasse du loup tend à décourager les amateurs (D. Simpson, communication personnelle). La chasse aérienne est interdite.

5. Gestion des pelleteries

C'est en 1967 que le gouvernement albertain a reconnu pour la première fois le loup comme un animal à fourrure, en fixant une période de chasse réglementaire (1er septembre au 30 avril) pour les trappeurs autorisés (sur les terres publiques) et pour les trappeurs sur place (terres privées, terres concédées). En 1976, la saison du piégeage a été prolongée jusqu'au 31 mai, quoique, en général, elle dure du 1er octobre jusqu'à la fin de février. Les méthodes de piégeage reconnues comprennent le collet, le piège et le fusil sur les sentiers de piégeage, le piège et le fusil dans les zones de piégeage habitées.

La récolte des fourrures varie considérablement d'une année à l'autre. Les registres indiquent une récolte maximale de 2129 peaux vendues dans la province en 1922–1923 (Todd et Geisbrecht, 1979); nombre d'entre elles proviennent vraisemblablement des Territoires du Nord-Ouest, bien que les primes aient été réclamées en Alberta (car les loups étaient rares dans la province pendant cette période). La récolte des peaux a été faible de 1947 à 1954 (moins de cent la plupart du temps) à cause des prix inférieurs, mais, de 1966 à 1980, les récoltes n'ont pas tellement augmenté malgré la hausse marquée de la valeur commerciale par suite de la forte demande de fourrure à long poil (Todd et Geisbrecht, 1979).

Pendant les 10 années écoulées entre 1971 et 1980, la production moyenne de peaux a été de 532 (minimum de 177, maximum de 880). La valeur des peaux brutes a atteint un sommet en 1978–1979 avec un total de 541 peaux vendues pour la somme de 67 246 $, soit une moyenne de 124,30 $ l'unité. Les trappeurs expérimentés dans la capture du loup n'étaient pas légion en Alberta ces dernières années, malgré l'augmentation substantielle de la valeur des peaux. Des programmes se révélaient utiles pour former de bons trappeurs de loup, notamment dans les zones agricoles limitrophes où se produit la prédation.

6. Gestion des prédateurs

Au cours des 8 années écoulées de 1972 à 1980, 1077 plaintes contre les loups ont été déposées dans les bureaux de la Direction des pêches et de la faune de l'Alberta. On a signalé la prédation à l'égard des bovins, moutons, porcs, chèvres, chevaux, chiens et volailles. Les plaintes sont examinées par les fonctionnaires du district des pêches et de la faune ou les spécialistes régionaux des problèmes relatifs à la faune. Une fois confirmés de façon presque certaine les dégâts causés aux animaux domestiques (Roy et Dorrance, 1976), la répression des loups s'exerce par l'emploi d'appâts à la strychnine dans les endroits où il y a eu des victimes (Gurba et Neave, 1979). Le contrôle ne s'exerce que partiellement dans un lieu précis dans la mesure où la disparition des loups se prolonge pendant l'hiver, plusieurs mois après la prédation. La politique consiste à appliquer des mesures de contrôle jusqu'à un maximum de 19 km à l'intérieur de la zone verte (Carte de l'environnement et des ressources naturelles, Alberta, 1981), tout en tenant compte des plaintes où la prédation s'est produite dans les pâturages communautaires ou les terres publiques.

Sept cents loups ont été éliminés de 1972 à 1980, soit une moyenne de 88 par an, ou moins de 2 % de la population provinciale. D'autres méthodes pour supprimer les loups incriminés sont indispensables, l'empoisonnement

par la strychnine, quoique efficace, n'étant pas assez sélectif ou humanitaire.

En 1974, le ministère de l'Agriculture de l'Alberta a mis sur pied un programme d'indemnisation visant à dédommager les propriétaires de ranchs à bestiaux (animaux de boucherie seulement) des pertes causées par les prédateurs. Ces indemnités compensent 80 % des pertes considérées comme réelles et 50 % de celles qui sont jugées comme probables. La valeur marchande normale du bétail est déterminée chaque année, et les plaintes sont analysées par un comité de la région de la rivière de la Paix ou de la partie sud. Les comités se composent de représentants de la Division des pêches et de la faune, du ministère de l'Agriculture, de vétérinaires et de producteurs. Entre 1974 et 1980, 384 plaintes de prédation causée par les loups ont été acceptées (Gunson, présente publication).

7. Études démographiques et biologiques

Cowan (1947), en étudiant les loups des parcs nationaux des Rocheuses entre 1943 et 1946, a trouvé une faible densité de population (1 loup par 225–287 km^2) dans le parc national de Jasper, région où pourtant abondent des proies de toutes sortes. Le wapiti est le plus fréquent (47 % des excréments) bien que toute une variété de grands ongulés ait été utilisée et que le cerf mulet (*Odocoileus hemionus*) ait été chassé de manière sélective. D'après Cowan (1947), la présence des loups n'avait pas de répercussion sur les populations d'ongulés, nombreuses au cours de cette période. L'auteur a constaté que la gale jouait un rôle important dans la mortalité des ongulés, surtout chez leurs petits (Green, 1951, et Todd *et al.*, 1981). Rowan (1950) a signalé en 1944–1945 le territoire occupé par une bande de 8 loups dans la région de la rivière à l'Eau claire. Green (1951) a résumé les observations qu'il a accumulées dans le parc national de Banff pendant la période de 1931 à 1950. Il affirme que le rétablissement des populations de loups s'est produit dans les années 1940, ses premières constatations se situant en 1943. Ses notes contiennent des données sur les caractéristiques physiques, le comportement, les mouvements, la grosseur des portées, l'utilisation des proies et les ravages de la gale.

Fuller et Novakowski (1955) ont rédigé un rapport sur 59 loups capturés dans le parc national de Wood Buffalo en 1951–1952 et constaté que le *Bison bison* constituait leur principale proie pendant l'hiver; Fuller (1962) a aussi travaillé sur cette question. Les autres observations avaient trait à l'incidence des parasites, à la reproduction, au sexe et à l'âge, au comportement devant un appât et aux déplacements. Ces deux auteurs ont été les premiers à faire état du taux élevé de mortalité chez les jeunes d'une population de loups inexploitée.

Stelfox (1969) a étudié la situation démographique du loup en Alberta entre 1800 et 1969. Francis (1960) mentionne que des agents de la faune ont aperçu deux fois des loups dans le parc national de Banff. Kemp (1966, Division des pêches et de la faune de l'Alberta, rapport inédit) a fait un relevé du sexe, de l'âge et de la taille de 30 loups capturés dans le nord-est de la province.

Carbyn (1974, 1975*b*) a retracé l'histoire du loup dans le parc national de Jasper et étudié la relation écologique ongulé-loup. Ses observations rejoignent les conclusions de Cowan, à savoir que le loup compte sur le wapiti, surtout les petits, et le cerf mulet pour vivre. Des loups ont été aperçus aux abords des tanières d'élevage et aux lieux de réunion. Malgré l'abondance des ongulés, les dépôts salins n'étaient guère fréquentés par les loups pour chasser leurs proies (Carbyn, 1975*a*).

Fuller et Keith (1980) ont, entre 1975 et 1978 et pour la première fois dans l'histoire du loup en Alberta, eu recours à la télémétrie pour étudier les populations de cet animal et sa prédation dans la région des collines Swan et de Fort McMurray, située au centre et au nord-est de l'Alberta. Les loups de Fort McMurray, tout comme leur principale proie, l'orignal (*Alces alces*), se trouvaient en assez faible densité (1 loup par 151 km^2). Une densité plus forte (1 loup par 83 km^2) a été observée aux collines Swan où justement les orignaux étaient 8 fois plus nombreux que dans la région de Fort McMurray. Les loups étaient considérés comme la principale cause du déclin des populations (tout au moins stationnaires) d'orignaux de cette région.

Des études sur les ravages causés chez le bétail par le loup ont été effectuées dans des pâturages communautaires éloignés, le long de la rivière Simonette dans le nord-ouest de l'Alberta, au cours des années 1976–1981 (Bjorge, 1980; Bjorge et Gunson, présente publication). Les ongulés sauvages (4 espèces) constituaient la majeure partie de leur régime alimentaire tant en hiver qu'en été. Néanmoins, pendant la saison du pâturage, le bétail est devenu un complément important, dont une partie se composait d'animaux décomposés. Les animaux solitaires devaient compter davantage sur le bétail que les loups en bandes.

De 1972 à 1980, 839 loups capturés lors des mesures gouvernementales de contrôle ont fait l'objet de dissections. Des données sur la biométrie, les anomalies, la maladie, la reproduction, le sexe et l'âge ont été consignées (Myers et Gunson, 1979, Division des pêches et de la faune de l'Alberta, rapport inédit) et mises sur ordinateur. Les résultats sur la dimension du crâne (Gunson et Nowak, 1979), la papillomatose (Samuel *et al.*, 1978), la trichinose (Gunson et Dies, 1980) et la gale (Todd *et al.*, 1981) sont publiés.

Un trajet de 670 km parcouru dans le nord de l'Alberta par un loup des Territoires du Nord-Ouest a été enregistré en 1977 (Van Camp et Gluckie, 1979). Oosenbrug et Carbyn (1982) ont présenté un rapport préliminaire (1978–1979) sur les résultats d'une étude sur les loups et la prédation qu'ils ont fait subir au bison dans le parc national de Wood Buffalo. Les travaux sur le terrain ont pris fin en 1981 et les rapports pour Parcs Canada sont en voie de préparation.

8. Taxonomie

Cowan (1954) signale que *Canis dirus* vivait dans la partie occidentale de l'Alberta à l'ère du pléistocène. Goldman (1944) et Hall et Kelson (1959) ont relevé le nom de 5 sous-espèces de loups ayant vécu en Alberta dans les temps anciens, bien que Jolicoeur (1959), Nowak (présente publication) et d'autres se soient interrogés sur l'existence des sous-espèces dans l'Ouest canadien. Skeel et Carbyn

(1977) ont fait remarquer qu'il y avait peu d'affinité entre les animaux provenant du nord et ceux provenant du sud dans l'Ouest canadien. Les réductions importantes du nombre des loups en Alberta mentionnées précédemment ont très probablement atténué les différences des sous-populations, surtout à l'avantage des types nordiques. Deux types (*C. l. irremotus* et *C. l. nubilus*) qui habitaient le sud de la province ont probablement disparu.

9. Remerciements

Nous remercions L.N. Carbyn, G.B. Kolenosky et J.G. Stelfox pour leurs études.

État et gestion des populations de loups au Manitoba

Richard R.P. Stardom

1. Résumé

Chaque tentative de l'homme visant à occuper l'habitat traditionnel du loup s'est généralement soldée par une situation de conflit et, à cet égard, le Manitoba ne fait pas exception. Depuis l'arrivée des Européens dans cette province, au début du XVII[e] siècle, les populations de loups ont progressivement décliné par suite de la perte d'habitat et de la disparition des proies, des captures pour les fourrures et des programmes de contrôle. On considère que la population actuelle de loups dans la province est relativement stable et compte environ 4000 animaux. Les loups sont classés comme gros gibier et peuvent être chassés ou piégés pendant certaines saisons. Sur les propriétés privées, ils peuvent être abattus en tout temps pour assurer la protection des biens. Le loup ne jouit d'une protection totale que dans le parc national du mont Riding, d'une superficie de 2944 km^2.

Au cours des 10 dernières années, la récolte annuelle moyenne a été de 356 peaux, soit une valeur annuelle moyenne de 31 760 $. Ces chiffres n'incluent pas le nombre inconnu de loups capturés dans le cadre des programmes de contrôle, de la protection des biens, ou de ceux capturés à des fins personnelles. En 1980–1981, la récolte a été de 422 peaux, représentant une valeur totale à la vente publique de 39 246 $. La récolte annuelle potentielle à long terme est évaluée à 400 peaux.

Le contrôle des loups est de nature défensive et il est particulier à une région donnée. Les méthodes utilisées se limitent principalement aux carabines à cyanure, aux collets et aux appâts à la strychnine. Les programmes de contrôle peuvent être mis en oeuvre à la suite de prédation du bétail ou de plaintes émanant de communautés éloignées. Aucun programme de contrôle des loups ne vise actuellement à accroître les populations de proies. Aucune indemnité n'est accordée dans le cas de bétail tué ou blessé par les loups.

2. Historique

Avant l'arrivée des premiers Européens au Manitoba, les populations de loups (*Canis lupus*) étaient vraisemblablement beaucoup plus importantes en nombre que maintenant. En raison de l'abondance des proies, en particulier le bison (*Bison bison*), le caribou de la toundra (*Rangifer tarandus groenlandicus*) et le caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*), l'aire de répartition d'un nombre élevé de loups s'étendait à l'échelle de la province. De plus, les captures de loups devaient être réduites au minimum, puisque certaines cultures (par exemple les Cris Swampy) considéraient les loups comme des âmes soeurs (W.R. Burns, communication personnelle) et qu'il n'y avait pas une forte demande de la part des autochtones pour les peaux de loups comme vêtements. En qualité de chasseurs primitifs, les autochtones exerçaient probablement à l'encontre des loups une concurrence presque égale pour les mêmes proies (Pimlott, 1967*a*).

Les débuts du commerce des fourrures au Manitoba, avec l'arrivée de Thomas Button à la baie d'Hudson en 1612 (Rich, 1967), ont entraîné la baisse définitive des populations de loups. Le commerce des fourrures au cours des 100 premières années après l'établissement des postes de traite était peu important et a sans doute eu un effet minimal sur les populations de loups; en effet, les marchands qui s'aventuraient à l'intérieur des terres étaient rares et la demande européenne concernait surtout le castor (*Castor canadensis*). Au fur et à mesure que les postes étaient établis à l'intérieur des terres au XVIII[e] siècle, et que les colons empiétaient sur l'habitat du loup au début du XIX[e] siècle, les contacts de plus en plus fréquents entre le loup et l'homme ont entraîné la destruction du loup soit pour sa fourrure, soit comme mesure de contrôle de la prédation. En fait, quelques premières tentatives d'élevage du bétail ont échoué à cause des loups et du froid (Morton, 1957).

Au XIX[e] siècle, un nombre croissant de colons européens, dont la peur innée des loups faisait partie intégrante de leur culture, continuèrent à exterminer les populations de loups dans le sud du Manitoba, à l'aide de carabines et de pièges d'acier plus perfectionnés. La protection du bétail exigeait l'anéantissement des prédateurs; de plus, la culture des terres et l'urbanisation ont supprimé l'habitat traditionnel du loup. La concurrence pour le gros gibier et la disparition du bison vers 1870 ont réduit considérablement les proies pour les loups, particulièrement dans le sud du Manitoba.

Dans les années 1920 et particulièrement pendant la Dépression des années 1930, de grands nombres de trappeurs ont gagné le nord de la province (Carmichael, 1973, ministère des Mines, des Ressources et de la Gestion de l'environnement du Manitoba, rapport inédit) et ont été à l'origine de la diminution du nombre des loups, même dans les régions éloignées. Il se peut que la chasse au loup pendant cette période n'ait pas été motivée par la valeur des peaux de loup, mais qu'elle ait plutôt été une manifestation de la peur et de la haine des loups. L'introduction du système de lignes de piégeage enregistrées (Registered Trapline) pendant les années 1940 et au début des années 1950 a réduit le nombre des trappeurs et a chassé des régions éloignées un grand nombre de ceux qui étaient motivés par le seul appât du gain. Cela a sans doute entraîné une diminution du nombre des loups capturés.

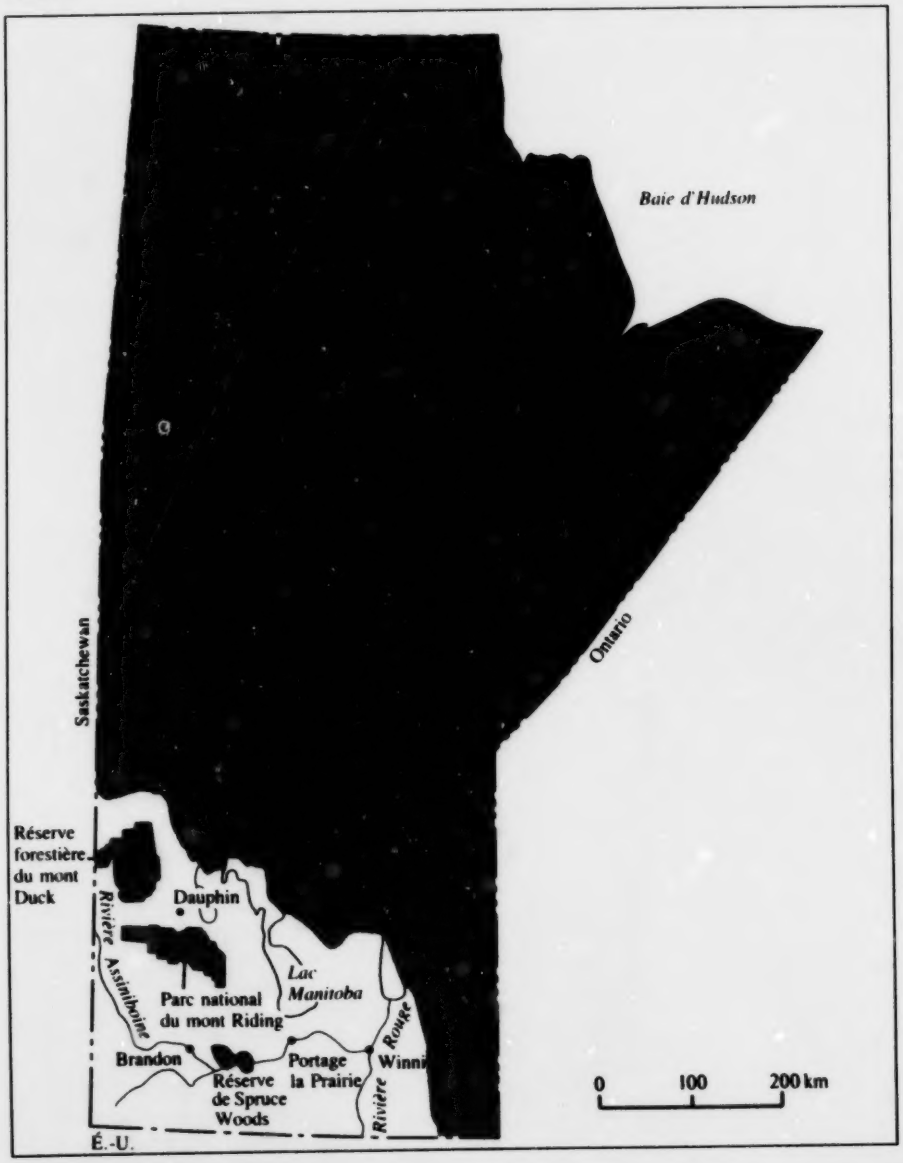
Les inquiétudes suscitées par les effets prédateurs des loups sur les espèces de gros gibier ont donné lieu à l'établissement d'un vaste programme de contrôle des prédateurs qui a débuté environ en 1950 (Emberley, 1968, ministère des Mines, des Ressources et de la Gestion de l'environnement du Manitoba, rapport inédit). De nombreux appâts empoisonnés ont été posés dans une grande partie de l'habitat du loup dans la province, afin d'essayer de réduire les populations. L'évolution des philosophies en matière de faune et les avantages discutables de la limitation des loups ont entraîné l'abandon du programme en 1965. Une sensibilisation accrue aux problèmes écologiques a permis de rationnaliser les attitudes et les théories du public et du gouvernement en ce qui concerne les loups et leur gestion (Theberge, 1977). Les populations de loups se sont maintenant stabilisées à des chiffres probablement inférieurs à ceux d'il y a 350 ans, mais correspondant à une perte de 17 % de l'habitat original et à la diminution des proies.

3. Répartition et abondance actuelles

La population actuelle des loups dans la province est considérée comme étant stable à environ 4000 individus. Leur répartition couvre la plupart des régions boisées de la province (figure 1), et l'abondance dépend principale-

Figure 1
Répartition et abondance des loups au Manitoba

Figure 1



ment de la présence des proies et des pressions de la chasse. Les densités de loups s'élevant à 1 loup par 15 à 20 km^2 sont réparties le long de la taïga à l'est du lac Winnipeg et s'étendent à travers l'Interlac septentrional jusqu'au réseau de drainage de la rivière Grass. À partir de cette zone en forme de croissant, le nombre des loups diminue vers le nord au-delà de la forêt continue et vers le sud et l'ouest, en direction des forêts-parcs de trembles et des zones agricoles.

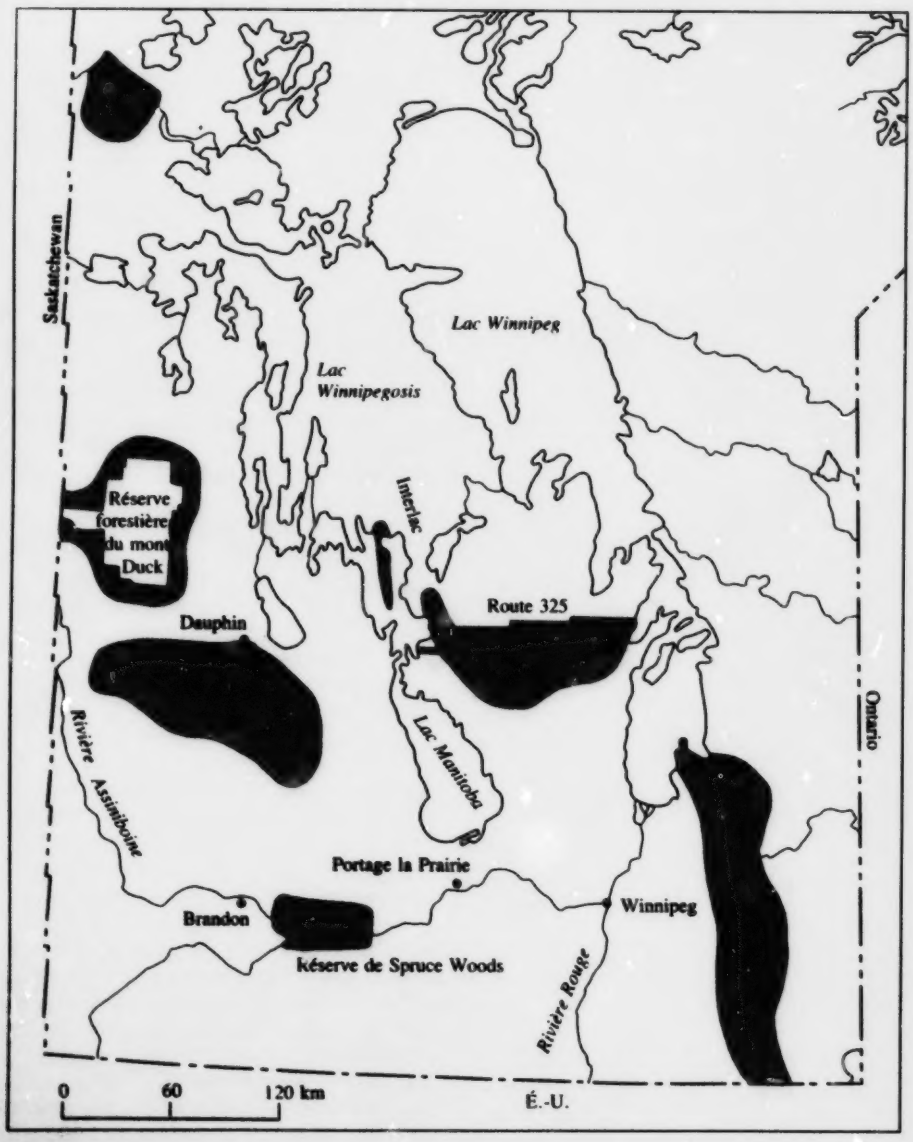
Les îlots de forêts comme le Réseau militaire de Shilo et du parc provincial de Spruce Woods (405 km^2), le parc national du mont Riding (2944 km^2), le parc provincial et la réserve forestière du mont Duck (2290 km^2) comptent des densités faibles à modérées de loups. Des animaux solitaires dispersés et des bandes instables fréquentent le coin sud-est de la province, le centre d'Interlac et la zone avoisinant Le Pas. Les loups dans les deux dernières zones sont exposés aux activités intensives de piégeage et aux mesures occasionnelles de contrôle liées à la destruction du bétail.

4. Protection et contrôle

Les loups sont complètement protégés dans les limites du parc national du mont Riding (figure 2). Toutefois, ils ne le sont plus lorsqu'ils sortent du parc et vont dans les zones agricoles environnantes; plusieurs sont ainsi capturés chaque année (Carbyn, 1980, rapport final inédit; Carbyn, 1981). Ce parc est considéré comme étant à peine assez grand pour supporter une population viable de loups. Une protection partielle est assurée pour les quelques loups de la réserve militaire de Shilo et du parc provincial de Spruce Woods, au seul titre des mesures de contrôle spécifiques pour la chasse et le piégeage dans ces deux régions. Malgré la possibilité d'interactions entre les loups et le bétail à la périphérie de ces deux régions, ainsi qu'autour du mont Duck et le long de l'extrémité ouest du sud-est de l'habitat des loups, rares sont les plaintes des propriétaires de bétail de cette région. À l'occasion, des plaintes ont été formulées dans la région avoisinant Le Pas, mais dans la zone du centre d'Interlac, les problèmes concernant les interactions loup-

Figure 2
Secteurs où les loups sont protégés et régions où il existe des possibilités de problèmes loup-bétail dans le sud du Manitoba

Figure 2



Régions protégées
Régions possibles de problèmes loup-bétail

bétail se posent depuis plus de 20 ans. Dans le passé, les populations de loups ont considérablement décliné dans la région au sud de la route 325, mais les loups reviennent et reconstituent rapidement leur population dans la région juste au nord. Deux parcs de pâturages collectifs importants, Mulvihill et Sylvandale, ont été établis dans cet habitat traditionnel du loup. Des problèmes supplémentaires sont créés par le pâturage du bétail sur les terres de la Couronne cédées à bail, boisées et semi-boisées, et souvent très éloignées du lieu d'habitation du propriétaire du bétail (Hill, 1979). Dans certaines parties de la région, les proies sont relativement limitées, ce qui aggrave encore la situation. Après l'application des programmes de contrôle de 1979 et du début de 1980, qui ont éliminé 11 loups, aucune plainte n'a été formulée pendant la saison de pâturage de 1980.

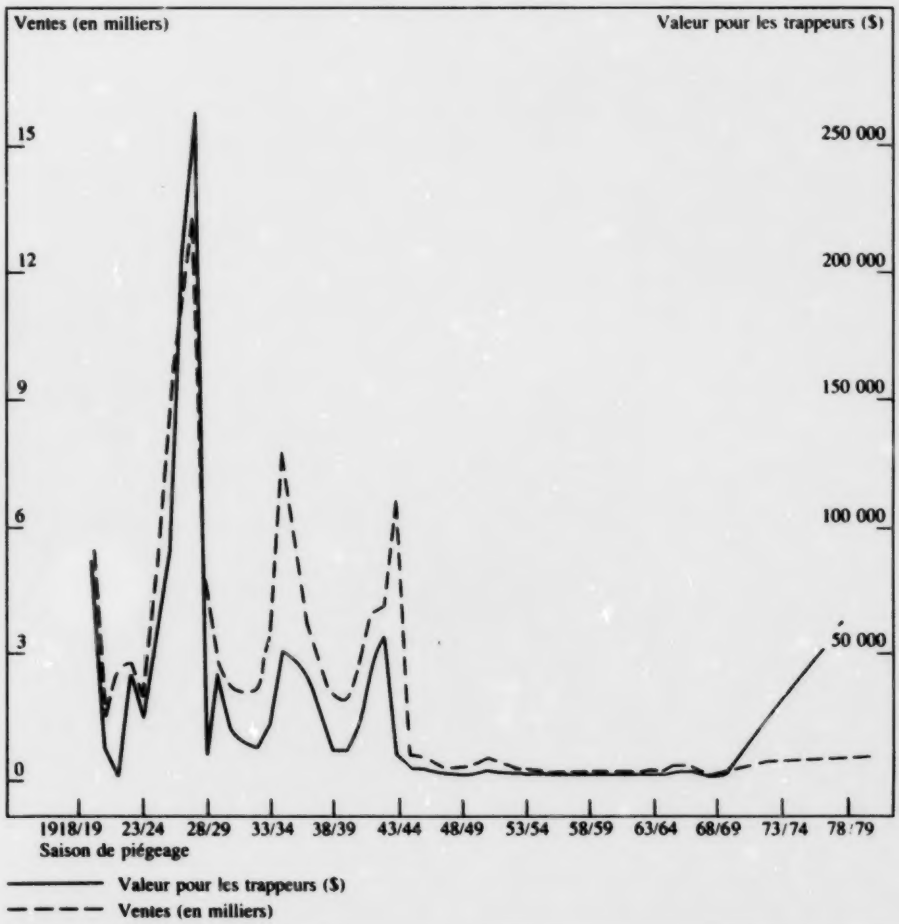
5. Aspect économique

Les loups ne sont pas un élément majeur de la valeur totale de la production des fourrures pour la province, mais ils sont, à long terme, une source constante d'approvisionnement (figure 3). Cet approvisionnement en loups par rapport à la population réelle est considérablement plus stable que ne l'indiquent les relevés de la production de fourrures, qui autrefois comprenaient les loups à poils drus («brush wolves») ou coyotes (*Canis latrans*). En 1944, le Bureau des statistiques de la province du Manitoba a procédé à des changements administratifs dans le relevé des chiffres des récoltes provinciales, à peu près au moment de l'instauration des lignes de piégeage enregistrées. Les valeurs moyennes des peaux montrent que les modifications du relevé n'ont entraîné aucun changement important et corroborent les données de Statistique Canada.

Ces 10 dernières années, les récoltes annuelles moyennes ont été de 356 peaux, d'une valeur annuelle moyenne de 31 760 $. En 1980–1981, 422 peaux de loups ont été vendues sur le marché des fourrures pour une valeur totale aux enchères de 39 246 $. Il faut reconnaître qu'en majeure partie, il s'agit-là de «nouveaux» dollars injectés dans l'économie. Si l'on se base sur des estimations prudentes, soit un multiple de 5, la valeur que représentaient les

Figure 3
Récolte et valeur des peaux de loup pour les trappeurs, 1918–1981
(d'après le Manitoba Fur Fact Book)

Figure 3



Saison de piégeage	Ventes	Valeur pour les trappeurs ($)	Prix moyen d'une peau ($)
1966-1967	213	3 408	16
1967-1968	139	2 363	17
1968-1969	118	3 186	27
1969-1970	138	5 244	38
1970-1971	167	3 841	23
1971-1972	324	12 312	38
1972-1973	332	17 596	53
1973-1974	349	22 336	64
1974-1975	395	24 490	62
1975-1976	383	38 683	101
1976-1977	464	36 192	78
1977-1978	365	53 290	146
1978-1979	358	59 070	165
1979-1980	406	47 908	118
1980-1981	422	39 246	93

peaux de loups vendues en 1980–1981 pour l'économie du Manitoba approchait un quart de million de dollars.

Sur le plan du passif, le loup représente, pour les trappeurs, une perte en autres fourrures à cause de ses ravages, une perte pour les propriétaires de bétail tué ou blessé par les loups, sans compter les frais des programmes de contrôle des loups. Étant donné qu'il n'existe aucune mesure de contrôle des loups pour protéger les animaux sauvages et aucun programme de dédommagement pour les pertes de bétail causées par les loups, le gouvernement provincial ne prévoit aucun budget dans ces deux catégories.

Étant donné l'absence de registre central pour le relevé des divers frais engagés à cause des ravages des loups, les données sont superficielles ou inexistantes. Ce manque est dû en partie à la presque totale élimination des programmes de contrôle des loups ces dernières années. En 1980, il n'a été enregistré aucun frais direct pour le contrôle des loups et en 1979, le montant des frais enregistrés n'était que de 30 000 $. Aucune indemnisation n'est accordée aux trappeurs ou aux propriétaires de bétail qui subissent des pertes. Il est admis que le total du passif de l'économie du loup est considérablement inférieur au total des gains pour l'économie de la province.

Visiteurs écoutant une bande de loups au cours d'une sortie d'interprétation dans le parc national du mont Riding (Manitoba) (photo : K. Whaley)

6. Stratégie de gestion

Alors que la Loi sur la faune ne mentionnait nullement le loup et que la Loi sur le contrôle des prédateurs le définissait comme un prédateur, la nouvelle Loi sur la faune de 1980 (la Loi sur la limitation des prédateurs ayant été abrogée à ce moment-là) le classe comme espèce de gros gibier. Les loups ne peuvent maintenant être piégés et chassés qu'avec un permis valide et pendant certaines saisons. Ils peuvent aussi être tués en tout temps pour assurer la protection des biens, mais il n'y a aucun système central d'enregistrement pour évaluer ces prises.

Le Manitoba a récemment entrepris l'élaboration de stratégies de gestion pour différentes espèces fauniques ou groupes d'espèces. Les loups ont été reconnus comme une espèce suffisamment importante pour justifier un plan distinct. Des directives générales ont été proposées pour la gestion des loups au cours des 10 prochaines années.

L'objectif principal est de maintenir la population provinciale de loups à son niveau actuel de 4000 individus. Les principaux conflits peuvent résulter du maintien de la population des loups à un niveau stable et du projet concomitant visant à augmenter le nombre des espèces de gros gibier comme l'orignal (*Alces alces*), le wapiti (*Cervus elaphus*) et le cerf (*Odocoileus* spp.). Les directives prévoient que l'utilisation principale des loups devrait continuer à être la chasse et le piégeage sur une base récréative et commerciale, avec des permis et des saisons réglementés. La mise en oeuvre d'un inventaire des loups et d'un programme de recherche est une composante essentielle de la stratégie de gestion.

Un deuxième objectif tout aussi important consiste à convaincre le public que les loups sont des éléments essentiels des écosystèmes naturels. À cette fin, il devrait y avoir des programmes offrant au grand public des renseignements destinés à approfondir la connaissance et la compréhension de cette espèce, de même que des programmes visant à favoriser des pratiques rationnelles de zootechnie dans des zones limitrophes de production du bétail.

Le public devrait avoir la possibilité d'écouter et d'observer les loups dans la nature (figure 4).

Troisièmement, les loups seraient contrôlés sur une base défensive, dans un lieu particulier. Le contrôle se ferait principalement en fonction de la prédation du bétail par les loups, et seules les méthodes les plus humanitaires, les plus rentables et les plus pratiques devraient être utilisées. Les détails des politiques du ministère sont actuellement mis au point.

État et gestion des populations de loups en Ontario

George B. Kolenosky

1. Résumé

Les loups suscitent bien des controverses mais demeurent un élément important de la faune de l'Ontario. Ils fréquentent presque toutes les régions de la forêt continue et occupent environ 85 % de leur habitat traditionnel. Dans certaines régions, au milieu des années 1960, le déclin des populations maximales a été associé à la diminution du nombre des principales proies d'ongulés. Les loups sont classés comme animaux à fourrure et jouissent de la même protection accordée aux autres espèces fauniques dans la plupart des sections des parcs provinciaux et des réserves de gibier de la Couronne. Des programmes de contrôle sont menés pour protéger le bétail et sont également appliqués à proximité des aires d'hivernage du cerf de Virginie. Les pratiques de gestion actuelles et l'évolution récente des attitudes du public assureront la survie des espèces dans la majeure partie de leur habitat géographique provincial actuel.

2. Introduction

Le loup (*Canis lupus*) reste l'un des éléments de la faune de l'Ontario qui soulève le plus de controverses. Bien que les attitudes envers les prédateurs soient considérablement plus éclairées aujourd'hui qu'il y a 20 à 30 ans (Theberge, 1973), il n'y a probablement aucune autre espèce faunique dans la province qui ait suscité plus de discussions parmi les fonctionnaires, les chasseurs, les trappeurs, les naturalistes et autres membres du public. Les recherches effectuées en Amérique du Nord et ailleurs au cours des 20 dernières années, ont fait disparaître un grand nombre de mythes d'autrefois, comme le soi-disant danger que représente le loup pour l'homme et les vagues de carnage excessif des proies, mais la controverse au sujet de sa valeur relative demeure et elle est souvent empreinte de beaucoup d'émotivité. Ses opposants le considèrent comme un compétiteur indésirable pour les espèces de gros gibier en demande comme le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) et l'orignal (*Alces alces*), tandis que ses partisans le considèrent comme un carnivore intelligent, très sociable, avec une vie de famille exemplaire. Bien que les opinions personnelles puissent différer, l'importance de l'espèce ne peut être niée, ou sa présence ignorée. Cet exposé résume les données sur la classification, l'état actuel des populations, la répartition, la densité relative et la gestion des loups en Ontario.

3. État actuel des populations

3.1. Classification

Goldman (1944) a identifié deux sous-espèces en Ontario : *Canis lupus hudsonicus* près de la côte de la baie d'Hudson et *C. l. lycaon* dans tout le reste de la province. À partir d'études plus récentes (Kolenosky et Standfield, 1975), nous reconnaissons maintenant les sous-espèces et types suivants : *C. l. hudsonicus* dans les zones côtières de la baie d'Hudson et de la baie James, *C. l. lycaon* (type boréal) dans la forêt boréale, septentrionale et centrale, *C. l. lycaon* (type algonguin) dans la forêt de conifères à feuillage caduc, et un petit loup *C. l. lycaon* (type Tweed) qui se trouve le long de la limite extrême sud de l'habitat du type algonquin. Kolenosky et Standfield (1975) ont décrit les différences de morphologie et de comportement alimentaire entre les types boréal et algonquin.

Les caractéristiques du loup Tweed laissent penser qu'il est peut-être le résultat d'une hybridation entre le loup et le coyote (*C. latrans*). Des hybrides semblables par la taille et l'aspect morphologique ont été produits en captivité, en croisant une louve de type algonquin avec un mâle coyote (Kolenosky, 1971). Les hybrides de ce type peuvent se reproduire au moins jusqu'à la seconde génération (Kolenosky, inédit). Si une telle hybridation se produit dans la nature, les circonstances y menant peuvent varier, mais, dans la plupart des cas de relation loup-coyote, le coyote meurt (Carbyn, 1982*b*).

3.2. Répartition

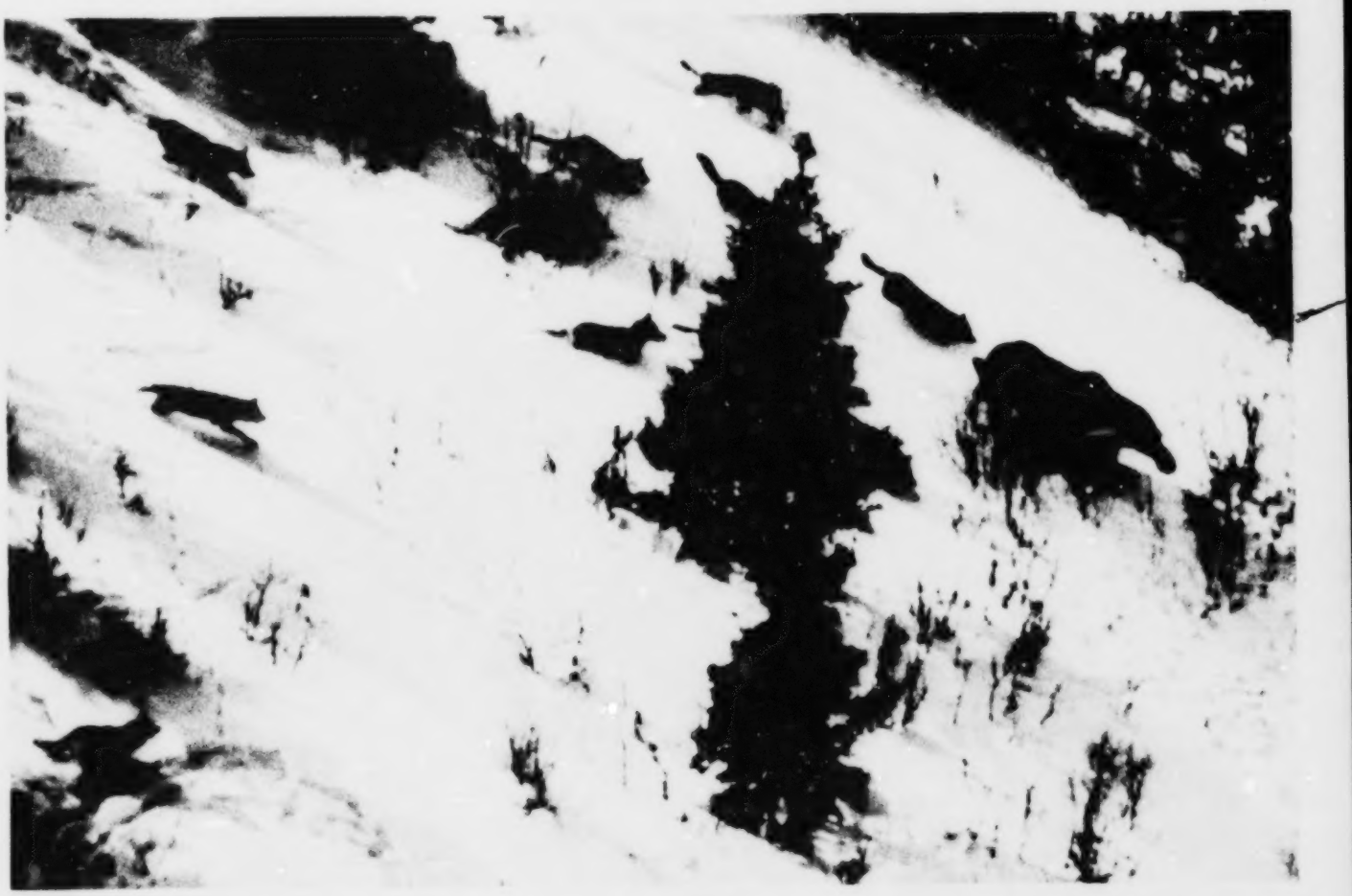
Avant la colonisation par les Européens au XVII[e] siècle, les loups occupaient probablement toute la province (Bates, 1958, ministère des Terres et Forêts de l'Ontario, rapport inédit). Selon les premiers rapports, il semble qu'ils étaient communs, voire abondants. Cependant, les premières données (Weaver, 1913; Rich, 1949) étaient trop limitées pour pouvoir évaluer leur nombre et leur densité. Au fur et à mesure que la colonisation s'est intensifiée, les loups ont été bientôt éliminés du sud de l'Ontario (Standfield, 1970).

Actuellement, les loups occupent toutes les parties boisées de la province et atteignent au sud une ligne s'étendant du nord du lac Simcoe vers l'est jusqu'à la partie septentrionale du comté de Lanark (figure 1). Ils ont été signalés à l'occasion même plus au sud, mais comme ces données concernaient toujours un seul individu et non pas une population résidante, ces zones au sud ne sont pas considérées comme étant l'habitat normal du loup (Kolenosky, Voigt et Standfield, 1978, ministère des Richesses naturelles de l'Ontario, rapport inédit). Avant 1950, la présence des loups a quelquefois été signalée dans la péninsule Bruce (Peterson, 1966), mais on ne dispose pas de relevés récents au sujet de leur présence. Cependant, les relevés du ministère des Richesses naturelles de l'Ontario (inédits) montrent que quelques rares loups fréquentent l'île Manitoulin. En général, la répartition des loups est proche de la limite sud des roches précambriennes exposées qui supportent une forêt de conifères ou une combinaison de conifères et de feuillus. Environ 85 % de leur habitat traditionnel, qui couvrait autrefois toute la province, sont encore fréquentés par les loups. Au cours des 20 dernières années, il y a eu peu de changement dans la répartition générale.

3.3. Nombres

Entre le milieu et la fin des années 1960, le nombre total estimatif des loups se situait entre 10 000 et 15 000 animaux (Standfield, 1970). Les densités variaient entre 1 par 26 km^2 (Pimlott *et al.*, 1969) dans les habitats les plus productifs de cerfs du centre-est et du nord-ouest de l'Ontario (Cumming et Walden, 1970) et probablement moins de 1 par 500 km^2 le long de la zone côtière du nord. Au cours des dix dernières années, le nombre a baissé dans une grande partie du centre-est et de l'est de la province à cause d'une diminution des populations de cerfs. Les régions aux densités de loups autrefois élevées, comme le parc Algonquin et les régions environnantes, ont probable-

Loups à la poursuite d'un orignal (photo : Rolf Peterson)



ment connu les plus fortes baisses. On pense aussi que le nombre doit être inférieur dans certaines sections de l'habitat du cerf dans le nord-ouest de l'Ontario. Plus récemment, une baisse de la population de l'orignal dans une grande partie de la forêt boréale du sud peut avoir entraîné une baisse des populations de loups, mais il n'existe pas de données fiables.

L'évaluation des densités relatives actuelles (figure 1) a été tirée des densités établies au cours d'études sur le loup dans les années 1960 (Pimlott *et al.*, 1969; Kolenosky, 1972), et elles ont été mises à jour conformément aux rapports récents des biologistes régionaux et de district travaillant sur le terrain. Actuellement, il n'y a pas d'étude particulière en cours sur le loup sauf dans le parc Algonquin où un relevé aérien de la principale zone originale d'étude du loup est effectué au moins une fois par hiver. Dans d'autres parties de la province, les indices d'abondance sont tirés des observations de loups et de traces de loups signalées au cours des relevés aériens de l'orignal et de délimitation des zones d'hivernage du cerf.

Les densités de loups dépendent en grande partie de la présence des ongulés (Pimlott, 1967*b*); c'est pourquoi les densités futures de loups seront essentiellement déterminées par l'abondance future du cerf et de l'orignal dans la province. Au début des années 1960, lorsque le nombre des cerfs a commencé à baisser, les loups ont manifesté leur préférence pour le castor (*Castor canadensis*) pendant les mois libres de glace (Hall, 1971; Voigt *et al.*, 1976) mais en dernier ressort, leur survie dépend d'une population suffisante de cerfs et d'orignaux (Mech, 1970). La reconstitution récente des populations locales de cerfs dans certaines sections du centre-est de l'Ontario auront probablement pour effet d'augmenter la population de loups (C.W. Douglas, communication personnelle).

Figure 1
Répartition et abondance du loup en Ontario

4. Gestion

4.1. Politique actuelle

En Ontario, les loups et les coyotes sont considérés comme animaux à fourrure (Ontario, règlement 242/80). Sauf dans le cas de la protection des biens personnels, tant les résidents que les non-résidents doivent détenir un permis pour chasser le loup. Dans la partie septentrionale de la province (au nord de la limite sud de la municipalité régionale de Muskoka), des permis ne sont pas délivrés entre le 15 juin et le 1er septembre. Au sud de cette ligne, les détenteurs de permis pour la chasse du petit gibier peuvent légalement chasser le loup pendant cette période en achetant un insigne d'été spécial. Les peaux de loups reviennent de droit aux détenteurs de permis de lignes de piégeage enregistrées; un permis d'exportation est nécessaire pour les expédier à l'extérieur de la province.

L'importation des peaux de loups aux États-Unis est interdite aux termes de la US Endangered Species Act de 1973. Il est interdit de chasser les loups en Ontario à bord d'aéronefs ou de véhicules motorisés.

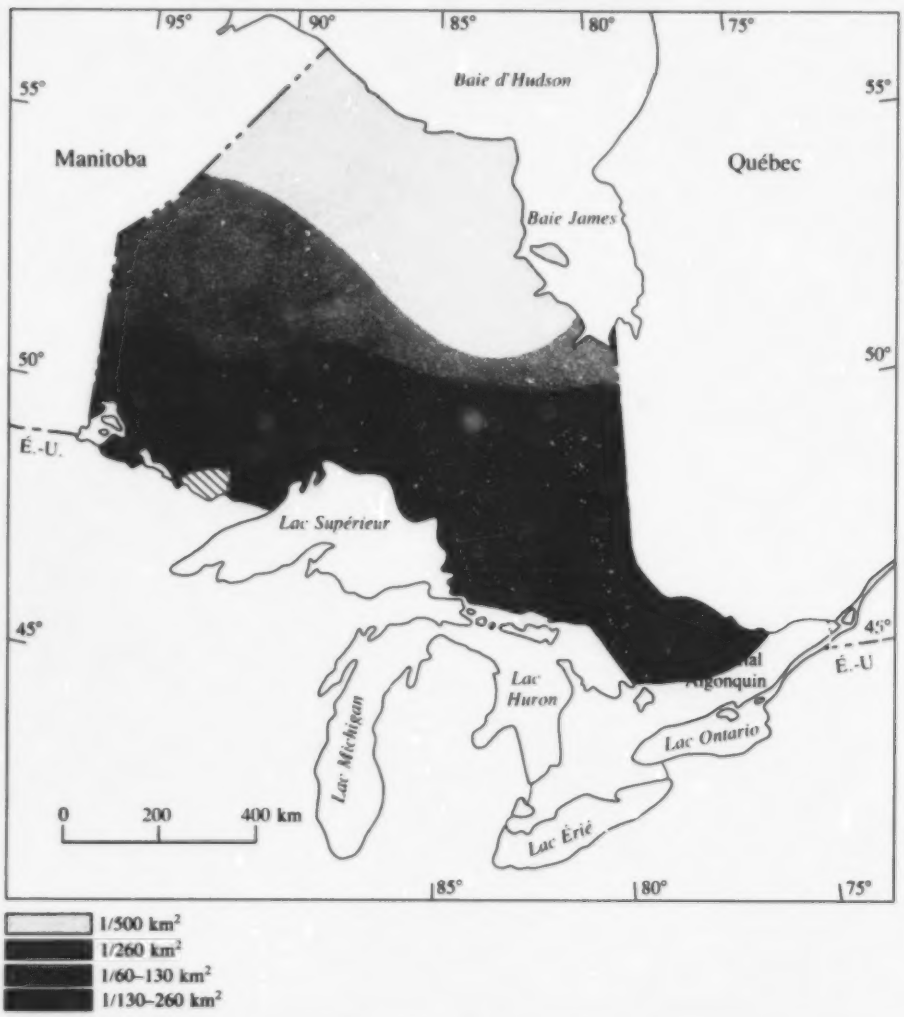
Dans les parcs provinciaux et les réserves de gibier de la Couronne, les loups jouissent de la même protection que celle assurée aux autres espèces. Cependant, le piégeage est autorisé dans certaines sections de quelques parcs. Dans la plupart des cas, il s'agit de régions où le piégeage avait lieu avant l'aménagement du parc. Les régions les plus importantes où le loup est le mieux protégé sont le parc provincial Algonquin (7653 km^2), la réserve de gibier de la Couronne de Chapleau (7221 km^2), et le parc provincial Quetico (4744 km^2).

4.2. Historique des mesures de contrôle

Par tradition, les loups étaient considérés comme les ennemis du gibier et du bétail, et pendant de nombreuses années, des efforts visant à les éliminer ou du moins à les contrôler ont été déployés sans répit. Un régime de primes était en vigueur en Ontario de 1793 jusqu'en décembre 1972, même si le montant en a été souvent remis en question (Cross, 1937; Omand, 1950). Au moment de son annulation, le montant de la prime était de 25 $ pour un loup adulte et 15 $ pour un louveteau de moins de 3 mois. Au cours des 10 dernières années de paiement, environ 1450 demandes ont été faites chaque année (ministère des Richesses naturelles de l'Ontario, rapports inédits). Depuis 1925, plus de deux millions de dollars ont été dépensés en primes pour les loups et les coyotes, mais ces dépenses n'ont eu guère de répercussions sur le contrôle du nombre des deux espèces (Clarke, 1970; Standfield, 1970).

Aussi bien avant qu'après la suppression du régime de primes provinciales, certains comtés et cantons ont offert, aux termes de la Loi sur les municipalités, leur propre régime de paiement de primes, allant de 5 à 85 $. Ces primes locales n'étaient en vigueur que dans la

Figure 1



région à l'est et au sud du lac Huron où il y a des comtés constitués, mais elles sont devenues illégales en 1980 lorsque les loups ont été classés parmi les animaux à fourrure. Bien qu'il y ait toujours des problèmes de mise en vigueur dans certaines régions locales, le régime de paiement de primes disparaît progressivement.

4.3. Programmes de contrôle

En 1964, une Section du contrôle des prédateurs a été établie par le ministère des Terres et Forêts d'alors pour assurer un contrôle dans des zones particulières et offrir une solution de rechange au régime de primes. Actuellement, le contrôle spécifique de tous les prédateurs est sous la direction de cette section rattachée au ministère des Richesses naturelles. La section n'est pas une entité séparée, mais comprend des agents de la conservation ayant reçu une formation comme agents de contrôle des prédateurs, qui étudient les plaintes sur demande. Environ 100 agents ont été formés depuis l'instauration du programme. Cependant, une vingtaine seulement s'occupent du contrôle des prédateurs pendant une année donnée, et les agents de conservation continuent d'accomplir leurs fonctions régulières.

L'agent local du contrôle des prédateurs étudie toutes les plaintes concernant la prédation du bétail domestique ou des espèces fauniques. Si des mesures sont jugées nécessaires, l'agent a trois choix : il peut soit personnellement mettre en oeuvre un programme de contrôle, soit montrer au plaignant comment utiliser les pièges ou les collets, soit encore engager un trappeur professionnel. La troisième possibilité est choisie le plus souvent à proximité des aires d'hivernage du cerf où le contrôle est jugé nécessaire pour contribuer au maintien des populations locales de cerfs.

Dans tous les programmes, on insiste sur l'utilisation des pièges et des collets, car ils sont considérés comme les moyens les plus sélectifs et les plus efficaces pour éliminer les prédateurs indésirables (Kolenosky, Voigt et Standfield, 1978, ministère des Richesses naturelles de l'Ontario, rapport inédit). Dans les comtés constitués du sud de l'Ontario, les collets ne peuvent être utilisés sans permission spéciale. Les poisons ne sont pas utilisés, et en fait, ceux qui sont habituellement recommandés pour le contrôle des prédateurs, à savoir la strychnine, le composé 1080 (fluoroacétate de sodium), ainsi que le cyanure sont interdits aux termes de la Loi sur les pesticides appliquée par le ministère de l'Environnement. Dans les cas de prédation du bétail domestique, la participation du plaignant est vivement encouragée, étant donné sa disponibilité à surveiller les lieux et sa plus grande connaissance de la région. Dans la plus grande mesure possible, les programmes de contrôle sont axés sur la suppression du ou des agresseurs.

Le Ministère offre aussi des programmes de formation sous forme d'ateliers sur les prédateurs. Les personnes intéressées sont initiées à la bonne utilisation des pièges et des collets par un trappeur professionnel ou l'agent local du contrôle des prédateurs. Environ 2500 agriculteurs et trappeurs ont participé à ces programmes depuis leur début.

4.4. Dédommagement pour les pertes dues aux prédateurs

Un grand pas a été accompli en 1972 en matière de gestion des loups et des coyotes, avec l'élimination des primes et l'adoption de la Loi sur l'indemnisation des dommages causés au bétail par les loups. Au cours des deux premières années, toutes les demandes ont été traitées par le ministère des Richesses naturelles et les paiements ont été effectués aux termes de la Loi sur la taxe sur les chiens et sur la protection de la volaille et du bétail et les règlements y afférents. En 1974, la Loi sur les dommages causés par les loups a été abrogée et les dispositions qui y figuraient ont été incluses dans la Loi sur l'immatriculation des chiens et la protection du bétail et de la volaille et appliquées par le ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation. Jusqu'à aujourd'hui, toute demande est traitée en vertu de cette loi.

Pour recevoir un dédommagement pour pertes dues aux prédateurs, le propriétaire doit immédiatement informer un «évaluateur», nommé aux termes de la loi, de la mort ou des blessures causées au bétail et il doit garder l'animal ou sa carcasse jusqu'à ce que l'enquête soit terminée. Les mesures de protection du bétail survivant et les mesures de contrôle que le propriétaire entreprendra doivent débuter dans les 48 heures après la découverte des dommages. Si la demande est acceptée, le propriétaire recevra un paiement correspondant jusqu'à la pleine valeur marchande du bétail, soit 1000 $ au maximum pour une tête de bétail, 500 $ pour un cheval, 200 $ pour une chèvre, 200 $ pour un mouton, 200 $ pour un porc, 100 $ pour un animal à fourrure, 1000 $ pour la volaille tuée ou blessée d'un propriétaire par année et 1000 $ pour tous les lapins tués ou blessés d'un propriétaire par année. Au cours des 5 dernières années, les demandes pour les pertes dues à la prédation ont varié entre 282 et 417 par an et les paiements de 51 866 $ à 99 456 $ (tableau 1).

Les dépenses annuelles pour le contrôle des prédateurs pour les cinq dernières années s'élevaient à environ 100 000 $. Ces programmes ont eu pour effet que 150 à 200 loups et coyotes ont été capturés chaque année. Environ 90 % des mesures de contrôle dans

Tableau 1
Demandes d'indemnité et indemnités versées conformément à la Loi sur l'immatriculation des chiens et la protection du bétail et de la volaille de l'Ontario

Année	Nb. de requérants	Nb. de demandes d'indemnité	Indemnités versées ($)
1973	313	1005	51 866,00
1974	390	1281	71 699,11
1975	345	1951	80 833,85
1976	282	1640	70 308,30
1977	417	1535	98 891,54
1978	404	1984	99 455,66

les régions agricoles visent les coyotes. Des exemples de prédation du loup sur le bétail n'ont lieu que sporadiquement, étant donné le nombre peu élevé ou l'absence des populations de loups dans la plupart des régions agricoles. Les régions agricoles et la section Claybelt du nord-ouest de l'Ontario sont deux régions où les interactions loup-bétail sont les plus fréquentes. Au cours des 3 dernières années, 20 à 40 loups ont été éliminés chaque année pour protéger le bétail. Cependant, il n'est pas facile de donner un état détaillé et précis des espèces à cause des difficultés d'identification des canidés dans certaines sections de la province (Kolenosky, 1971).

En 1980, une politique autorisant le contrôle des prédateurs au profit des espèces chassées (ongulés) a été introduite. Auparavant, le contrôle était officiellement limité aux zones agricoles posant des problèmes. Cette politique autorise l'utilisation des avions si cette mesure est jugée nécessaire. Jusqu'à maintenant, on n'a pas encore eu recours aux avions et on s'attend que cette utilisation soit minimale dans l'avenir.

Actuellement, le contrôle des loups pour protéger d'autres espèces fauniques n'est pratiqué que dans le voisinage des aires d'hivernage des cerfs. Le contrôle se borne à des zones spécifiques où des programmes d'amélioration de l'habitat du cerf sont entrepris (Douglas, 1964). La plupart de ces zones sont situées le long de l'extrémité septentrionale de l'habitat du cerf dans les parties centre-est et est de la province (Smith et Borczon, 1977). La nécessité d'un contrôle autour des zones spécifiques est évaluée chaque année, sur une base individuelle, par les administrateurs locaux.

Dans le vaste parc de cerfs de Loring, au sud-ouest de North Bay, où le nombre des cerfs hivernant peut atteindre 10 000 têtes (Wolfe, 1979, ministère des Richesses naturelles de l'Ontario, rapport inédit), le programme de réintroduction du cerf au cours des 10 dernières années prévoyait un contrôle limité des loups. Au cours des 5 dernières années, environ 20 loups ont été éliminés annuellement; les seules méthodes utilisées étaient les pièges et les collets. L'élimination totale dans la province au profit d'autres espèces fauniques se chiffrerait à moins de 40 loups par année.

L'utilisation de chiens pour chasser les coyotes et les loups est en train de devenir un passe-temps de plus en plus important dans certaines sections du sud de l'Ontario. Une grande partie de cette activité a lieu dans les zones semi-agricoles où les coyotes sont la proie principale, mais où quelques loups sont aussi capturés chaque année. L'utilisation des chiens n'a pas été une réussite dans l'habitat du loup plus accidenté et continu du Bouclier précambrien.

4.5. Vente de peaux

La popularité récente des fourrures à long poil a entraîné une augmentation importante de la vente des peaux de coyotes et de loups au cours des 14 dernières années (figure 2). Ces 10 dernières années, les ventes ont triplé et les prix moyens ont presque quadruplé en dollars réels. Ces quelques dernières années, les ventes annuelles ont dépassé 250 000 $. Malheureusement, les relevés de vente ne font pas une différence précise entre les loups et les coyotes, aussi le nombre réel de chaque espèce demeure-t-il inconnu. Les espèces n'étant pas précisées, il est impossible d'empêcher l'importation des loups aux États-Unis en vertu de la Loi sur les espèces menacées d'extinction de 1973; les ventes sont autorisées en classant simplement toutes les peaux de loups ou de coyotes parmi les peaux de coyotes.

4.6. État des populations dans l'avenir

L'avenir des loups en Ontario semble assez sûr, actuellement. Bien que les loups aient été éliminés de la plupart des zones agricoles il y a 100 ans, ils sont sans doute aussi nombreux aujourd'hui qu'ils l'étaient autrefois. Leur nombre a cependant baissé dans beaucoup de régions de la province par rapport au maximum qu'ils avaient atteint entre la moitié et la fin des années 1960. À l'avenir, les niveaux de population dépendront en grande partie des densités futures du cerf, de l'orignal, du caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*), et dans une moindre mesure du castor.

Les politiques actuelles de gestion assureront la survie du loup dans la plupart des zones boisées, mais la destruction de l'habitat, qui est sans doute le principal facteur limitatif du nombre des loups (Kolenosky et Standfield, 1975), pourrait entraîner l'élimination de certaines populations locales à l'avenir. Cependant, l'évolution récente de la prise de conscience et des préoccupations du public nous font espérer que le loup restera un élément important de la faune de l'Ontario.

4.7. Modalités d'une stratégie de conservation nationale

Selon nous, l'élaboration de toute stratégie de conservation nationale des loups devrait englober les éléments suivants :

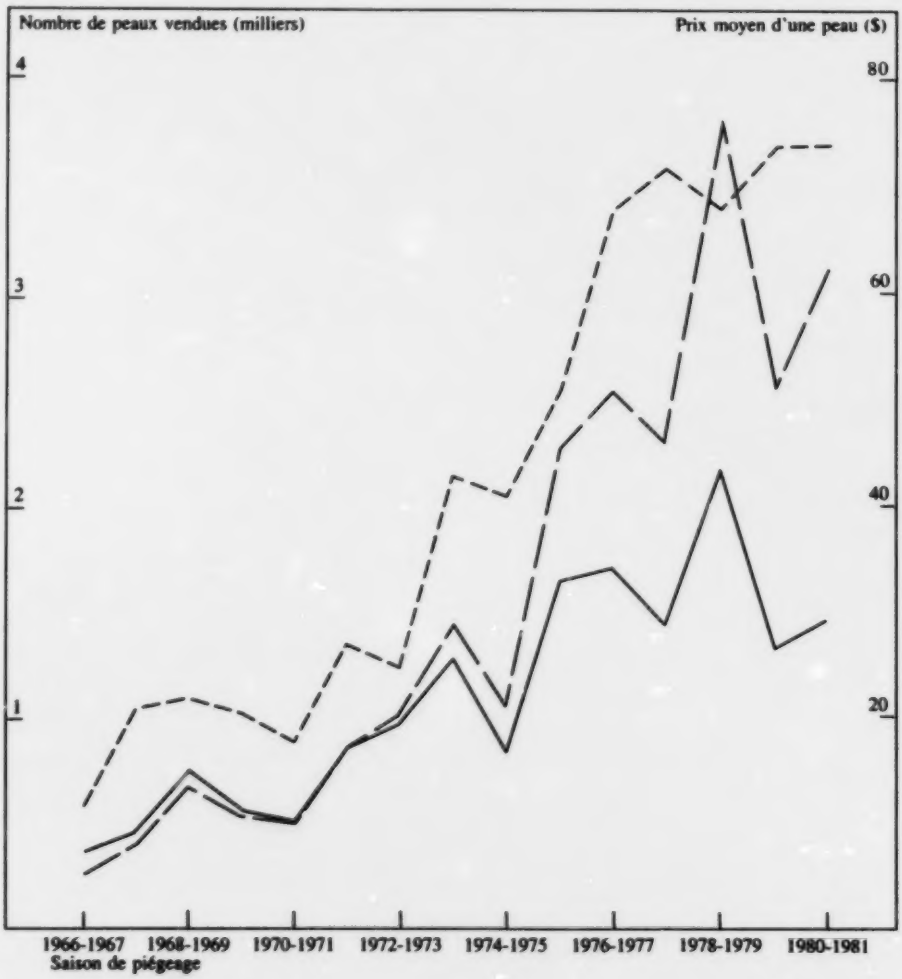
1. La classification du loup comme espèce de gibier ou animal à fourrure. Il faut reconnaître l'importance de l'espèce pour s'assurer qu'on lui porte tout l'intérêt nécessaire et que des lois adéquates de protection sont mises en vigueur.
2. L'établissement d'un contrôle spécifique aux endroits et aux moments nécessaires. Tout plan de gestion devrait être souple et reconnaître qu'une prédation préjudiciable sur le bétail domestique, et à l'occasion sur les espèces fauniques, surviendront. Un contrôle sélectif et limité des loups sera donc nécessaire dans certaines circonstances.
3. L'inclusion d'une certaine forme de dédommagement. Il est irréaliste de s'attendre que les agriculteurs et les propriétaires de ranch assument toutes les pertes causées par les prédateurs sauvages.
4. Un programme permanent de formation du public expliquant le rôle du loup dans les écosystèmes naturels et perturbés. Un de nos meilleurs alliés est un public bien informé. L'appui de toute stratégie exige la compréhension du public.
5. L'étude de la taxonomie des espèces et types locaux. Le maintien des lignées génétiques existantes exige la connaissance de leur existence et besoins écologiques.
6. La poursuite des recherches visant à approfondir notre compréhension du rôle du loup dans les divers écosystèmes et la façon dont les espèces réagissent et s'adaptent à l'intrusion croissante de l'homme.

5. Remerciements

Nous désirons remercier les biologistes régionaux de la province pour leurs renseignements touchant les niveaux de population et

Figure 2
Revenus de la récolte de fourrures en Ontario

Figure 2



Saison de piégeage	Ventes	Prix moyen d'une peau ($)	Prix moyen rajusté d'une peau ($)
1966-1967	576	5,91	7,09
1967-1968	1046	7,88	9,14
1968-1969	1093	13,44	14,92
1969-1970	1027	10,63	11,27
1970-1971	883	9,84	10,14
1971-1972	1353	17,08	17,08
1972-1973	1236	20,56	19,53
1973-1974	2140	28,84	25,67
1974-1975	2060	20,82	16,66
1975-1976	2561	45,57	32,81
1976-1977	3397	50,94	34,13
1977-1978	3601	46,09	28,58
1978-1979	3352	76,02	43,33
1979-1980	3434	50,98	26,51
1980-1981	3394	62,15	29,21

les programmes de contrôle actuels, et nous tenons à exprimer notre reconnaissance en particulier à R. Voigt et M. Nowak pour la relecture du premier texte. N. Carter a dessiné la carte et J. Robinson a exécuté les photographies.

État et gestion des populations de loups au Québec

Daniel Banville

Deux loups longeant une étendue d'eau gelée (photo : Rolf Peterson)

1. Résumé

Cet exposé fait le point sur l'état des populations de loups au Québec en 1981. Au début de la colonisation, on retrouvait le loup sur toute l'étendue du territoire de la province; il est maintenant disparu de la partie sud de sorte que sa présente répartition correspond à 90 % de sa répartition première. Malgré le peu de données sur les densités absolues du loup au Québec, on le considère prospère: son abondance serait de un loup par 100 à 1000 km^2 au nord du 52° parallèle et de un loup par 50 à 100 km^2 dans le centre du Québec. Le loup peut être chassé à longueur d'année partout au Québec à l'exception des parcs et réserves provinciaux où sa chasse est permise concurremment à celle de l'orignal; le piégeage est aussi permis en saison. Il est toutefois protégé de toute forme d'exploitation sur le territoire du parc fédéral de la Mauricie. Au sud-ouest de son aire de répartition, le loup est soumis à des mesures de contrôle dans certaines aires d'hivernage du cerf de Virginie; l'an dernier (1979–1980), un maximum de 34 loups ont été capturés. D'un point de vue économique, le loup est surtout important en tant qu'animal à fourrure : la récolte annuelle se situe entre 400 et 600 loups, ce qui rapporte entre 80 $ et 100 $ par peau. Son exploitation par la chasse est très marginale et le plus souvent accidentelle. La survie du loup au Québec n'est pas du tout compromise et des études actuellement en cours devraient nous fournir beaucoup d'information sur son rôle de prédateur du gros gibier.

2. Introduction

Parmi les animaux sauvages de l'Amérique du Nord, le loup (*Canis lupus*) est certes celui qui suscite le plus de controverse et ce, depuis les premiers contacts avec l'homme au début de la colonisation. Même aujourd'hui, alors qu'on comprend et accepte mieux sa valeur écologique, l'image de la méchante bête qui tue la bonne est souvent celle évoquée lorsqu'on parle du loup.

À l'instar des autres provinces canadiennes et de la majorité des États américains, la province de Québec n'a pas fait exception dans la façon de s'occuper des loups dès que les cas de prédation sur les animaux domestiques sont devenus nombreux. Ainsi, depuis le milieu du XIX^e siècle jusqu'à aujourd'hui, les loups ont été pourchassés presque sans relâche, que ce soit parce qu'ils étaient responsables de la perte de quelques moutons ou veaux ou encore parce que les dommages qu'ils causaient aux populations de cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) déclinantes étaient intolérables (depuis 1965). Différentes mesures de contrôle ont été prises afin d'enrayer ce problème de prédation en commençant par le paiement de primes (aboli définitivement en 1971), en passant par l'engagement d'une équipe spéciale de répression (1960–1970), pour en arriver à un programme de contrôle fondé sur des principes d'aménagement du prédateur et sur une meilleure acceptation de sa valeur dans la nature (Berryman, 1972; Howard, 1974; McCabe et Kozicky, 1972; Pimlott, 1961). Pour plus de détails et d'informations sur l'historique et le bilan du contrôle du nombre des prédateurs au Québec, on pourra consulter le rapport de Banville (1981).

Cet article décrit l'état des populations de loups dans la province de Québec en 1981.

3. Répartition et abondance

Conséquemment à une chasse aux loups intensive et constante et à la diminution d'un habitat adéquat causée par l'exploitation forestière et le développement urbain et agricole, le loup a été assez rapidement confiné aux endroits les plus sauvages de la province. Au début de la colonisation, la répartition du loup au Québec correspondait à toute l'étendue de son territoire; elle couvrait d'ailleurs à ce moment-là presque tout l'ensemble de l'Amérique du Nord (Mech, 1970). Actuellement, au Québec, on ne trouve plus de loup au sud du fleuve Saint-Laurent; bien que les informations sur sa date de disparition, même approximative, soient inexistantes, il est probable qu'il ait été exterminé de cette zone au tournant du siècle dernier (Young, 1944). Il a depuis été remplacé par le coyote (*Canis latrans*) qui aurait immigré au Québec vers 1944 en provenance simultanément du nord des États-Unis et du sud-est de l'Ontario (Georges, 1976; Lord, 1961). Au nord du Saint-

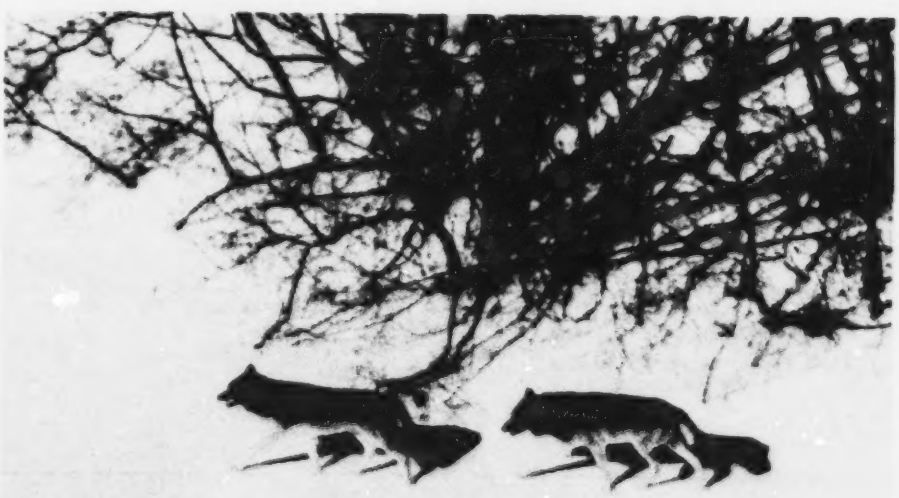


Figure 1
Répartition et abondance relatives du loup au Québec

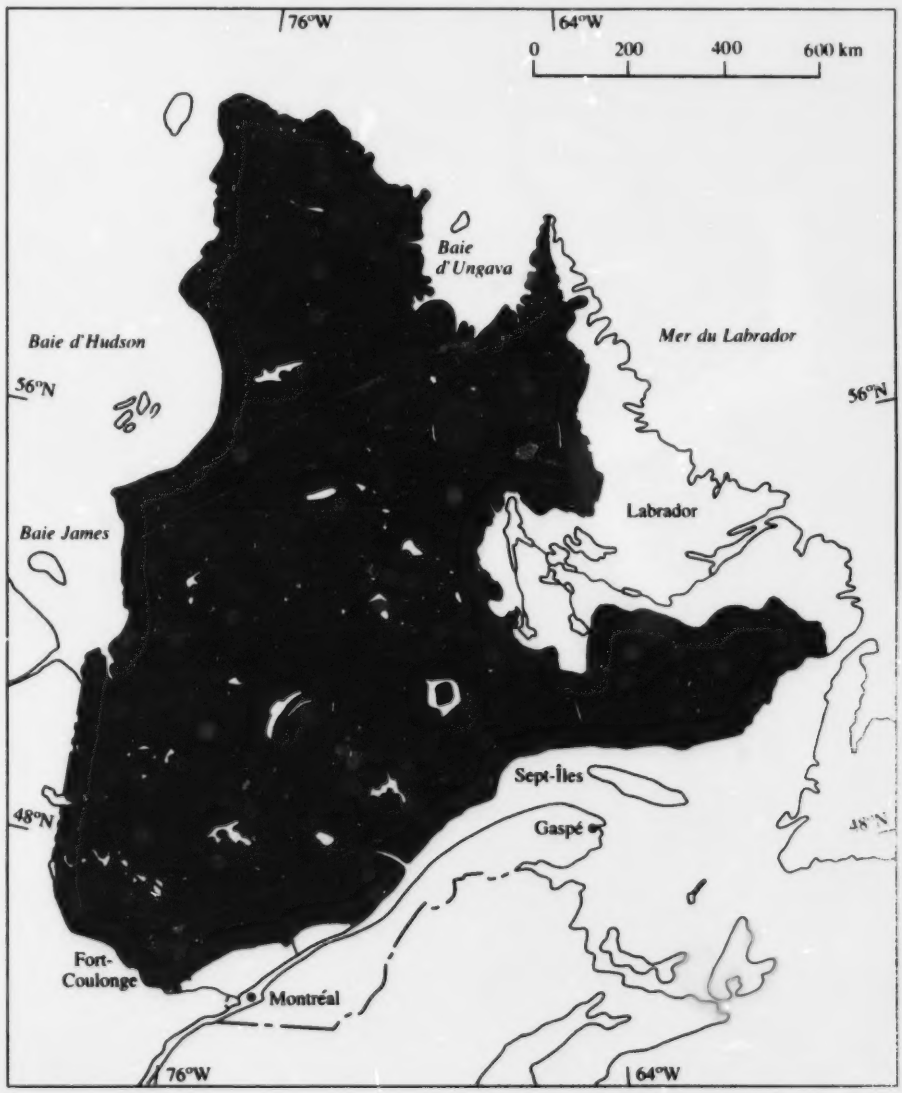
Laurent, on ne trouve plus le loup là où la forêt sauvage a cédé la place à la campagne et à la ville, ce qui correspond en gros à une bande de territoire s'élargissant progressivement de Québec vers Ottawa et pouvant atteindre environ 80 à 100 km au nord de Montréal. La répartition actuelle du loup correspond ainsi à environ 90 % de sa répartition première (figure 1).

Aucune étude systématique, que ce soit sur une base provinciale ou régionale, n'a été entreprise dans la province de Québec afin de déterminer l'abondance des loups. En raison principalement du comportement biosocial des loups (Mech, 1973), l'acquisition d'une telle connaissance nécessite beaucoup d'investissement en temps et en argent, et devrait être ainsi très justifiée, ce qui, jusqu'à maintenant, n'a jamais été le cas. Cependant, à partir des quelques rares travaux déjà réalisés sur la prédation du cerf de Virginie par le loup (Banville, 1979; Stephenson, 1973), de résultats préliminaires d'une étude de la prédation sur l'orignal (*Alces alces*) actuellement en cours au sud de la réserve de La Vérendrye établissant la densité du loup à 1 par 70 km^2 (François Messier, communication personnelle), de discussions avec le personnel du ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche (MLCP) qui s'occupe du gros gibier [cerf de Virginie, orignal et caribou (*Rangifer tarandus*)], ainsi qu'à partir de données sur l'abondance et la répartition de ces mêmes animaux servant de gibier dont le loup se nourrit, il est possible de déterminer des zones de densité relative pour ce prédateur. Pour les besoins de cette anlayse, on fixera quatre classes de densité : 1) absent; 2) peu abondant : présence de loups solitaires ou de petites bandes très distantes correspondant à un loup par 100 à 1000 km^2; 3) abondant : présence de bandes dispersées de façon régulière correspondant à un loup par 50 à 100 km^2; 4) très abondant : concentration de bandes correspondant à un loup par 20 à 50 km^2. La figure 1 représente la distribution des zones de densité.

4. Statut légal

Au Québec, le seul statut particulier dont bénéficie le loup est celui d'animal à fourrure. À ce niveau, son exploitation par le

Figure 1



piégeage est soumise aux règlements provinciaux qui stipulent qu'il peut être piégé moyennant un permis approprié, entre le 11 octobre et le 15 avril selon la zone, sans aucune limite de prises (règlements en vigueur en 1980–1981). Avant 1980, le loup pouvait être piégé à longueur d'année.

En ce qui concerne son exploitation par la chasse, le loup peut être chassé spécifiquement ou concurremment au petit et au gros gibier, et les permis autorisent sa chasse sans limite de prises. Il n'y a cependant pas de permis spécifique pour le loup seul. Il n'y a donc aucune saison fermée pour cette espèce tout comme d'ailleurs pour le coyote, la marmotte (*Marmota monax*) et le porc-épic (*Erethizon dorsatum*) qui sont plutôt considérés comme des espèces indésirables.

Dans les 7 parcs ou réserves fauniques du Québec situés dans l'aire de répartition du loup où une chasse contingentée à l'orignal est le mode d'exploitation de ce gibier, un seul loup peut être abattu par permis de chasse à l'orignal. À l'extérieur de la saison de chasse, le loup y est uniquement protégé parce que la chasse à l'orignal est interdite. En fait, le seul endroit où il est vraiment protégé contre toute forme d'exploitation possible est le parc fédéral de la Mauricie, occupant une superficie de 542 km^2.

5. Contrôle du nombre des loups

Le contrôle du nombre des loups au Québec a été instauré en réponse aux problèmes de prédation causés aux animaux domestiques. Actuellement, ce prédateur est contrôlé presque uniquement pour protéger le cerf de Virginie dans ses aires d'hivernage. Les cas de prédation rapportés sur le bétail sont le plus souvent l'oeuvre du coyote qui a envahi la niche laissée vacante par la réclusion du loup dans des endroits moins habités. Des cas isolés peuvent cependant être attribués au loup, mais il n'existe aucune forme de compensation pour la perte des victimes. La prédation causée par le loup sur le bétail est donc un problème marginal au Québec. Nous avons actuellement beaucoup plus de difficultés avec les coyotes à ce niveau.

Au début des années 1960, le succès de la chasse au cerf de Virginie a atteint un sommet inégalé, mais les populations ont commencé aussi à diminuer. À cette époque, la prédation par les loups au sein des aires d'hivernage, dont les images étaient rapportées au public par certains journalistes biaisés, avait été interprétée par plusieurs comme étant la cause de la diminution du cerf de Virginie. À l'hiver 1965–1966, un programme gouvernemental de contrôle du nombre des loups pour la protection du cerf a été mis sur pied pour la première fois. Une équipe spéciale de répression composée de 6 à 10 hommes se chargeait alors du contrôle des loups au moyen de toutes les techniques disponibles à cette époque; pièges, collets, armes à feu, poison, etc. En 1967, le Service de la conservation a assumé seul cette activité.

En 1971, en raison de conflits administratifs, un nouveau programme mieux structuré fut inauguré. L'idée de base de ce programme était de contrôler le nombre des loups dans les aires d'hivernage et autour de celles-ci, là où les effets de leur prédation avaient été jugés indésirables. Ce programme est encore en vigueur aujourd'hui (Banville, 1981). Actuellement, le contrôle des loups est effectué uniquement en vue de protéger les cerfs de Virginie dans les zones situées à la limite nord-est de leur aire de répartition, soit entre Montréal, Fort-Coulonge et le sud de la réserve de La Vérendrye. En 1979–1980, un maximum de 34 loups ont été capturés et depuis 1971, la récolte a oscillé entre 22 et 55 par année.

Actuellement, on ne contrôle pas le nombre des loups pour la protection de l'orignal parce que la prédation causée à cet animal est beaucoup moins évidente et on ne connaît pas l'impact qu'elle a sur ses populations. On croit cependant que cette cause de mortalité (principalement au niveau des veaux en été) serait importante et aurait un effet négatif sur l'augmentation des populations d'orignaux à certains endroits du Québec (Michel Crête, communication personnelle). Une étude, dont l'un des buts est d'analyser l'importance de la prédation par le loup sur l'orignal, est actuellement en cours dans le sud de la réserve de La Vérendrye. Elle devrait jeter beaucoup de lumière sur les relations loup-orignal dans la conjoncture québécoise.

6. Importance économique

Du point de vue économique, on reconnaît l'importance du loup presque exclusivement comme animal à fourrure. Rappelons toutefois que les dommages causés par le loup au bétail sont minimes bien qu'existants, et aucune forme de compensation n'existe depuis 1971 alors que le régime de primes a été aboli. En tant que prédateur, on reconnaît aussi qu'il a joué un rôle important dans le déclin du cerf de Virginie survenu entre 1965 et 1975 (Huot, 1977) comme on l'a observé ailleurs, notamment au Minnesota (Mech et Karns, 1977). Le loup a d'ailleurs été la cause directe de la disparition définitive de certaines aires d'hivernage à la limite nord de l'aire de répartition du cerf (Banville, 1979; Huot *et al.*, 1978). Il est cependant très difficile de quantifier monétairement la part de la diminution du cerf de Virginie dont le loup est le responsable.

En tant qu'animal à fourrure, le loup n'est pas un animal très recherché par les trappeurs québécois qui préfèrent plutôt trapper des animaux moins méfiants et plus abondants. Ceux qui le piègent le font le plus souvent concurremment à d'autres espèces comme le renard (*Vuples vulpes*) par exemple; ils placent ainsi, sans grande conviction, quelques pièges et s'estiment chanceux lorsqu'ils en capturent.

Jusqu'en 1977–1978, étant donné que les peaux de loups et de coyotes étaient regroupées dans les statistiques officielles sur la récolte des peaux, il est impossible d'obtenir des valeurs exactes sur le nombre de loups piégés au Québec au cours des dernières années. Cependant, en 1978-1979 et en 1979–1980, loups et coyotes étant séparés, la récolte était respectivement de 553 et 532 loups. Ces résultats suggèrent que la récolte se chiffre entre 400 et 600 loups annuellement depuis 1972 [Bertrand Leblanc, Division des fourrures (MLCP), communication personnelle]. La majorité de ces peaux proviendraient des terrains de piégeage enregistrés et des réserves à castors. La valeur moyenne d'une peau de loup était de 20 $ environ en 1972–1973; elle a augmenté progressivement pour atteindre des valeurs entre 80 et 100 $ en 1978–1979 où elle se maintient depuis. Par rapport aux 15 animaux à fourrure les plus communs au Québec, le loup se classe

ainsi au quatorzième rang tant pour le nombre de peaux vendues que pour la valeur qu'elles rapportent

Finalement, bien que la chasse aux loups soit autorisée à longueur d'année un peu partout au Québec, cette activité ne regroupe presque personne. Le peu de loups tués à la chasse (aucune statistique disponible) sont, le plus souvent, le fruit d'une rencontre fortuite au cours d'un chasse au gros gibier.

7. Conclusion

Malgré l'inlassable persécution dont le loup a été la victime depuis les premiers temps de la colonisation, et qui a eu pour principale conséquence sa disparition au sud du fleuve Saint-Laurent, on considère que cette espèce est prospère au Québec. Le loup n'y est donc pas du tout menacé ou en danger d'extinction. Jusqu'à présent, les deux principaux modes d'exploitation dont il est l'objet, soit le contrôle gouvernemental et le piégeage, ont eu très peu d'effet sur son abondance et sa répartition, sinon localement. De plus, en ce qui a trait au contrôle gouvernemental, il n'est pas à prévoir que des actions plus coercitives d'envergure soient entreprises dans l'avenir pour réduire sa prédation; le piégeage demeure ainsi la principale forme d'exploitation et on prévoit que la récolte se maintiendra stable dans les années à venir.

Somme toute, il apparaît qu'au Québec, le temps est révolu où le loup était détesté sans trop savoir pourquoi. On le considère de plus en plus comme un élément intéressant de notre faune dont on devrait, dans l'avenir, approfondir le rôle comme prédateur du gros gibier, afin d'améliorer nos méthodes d'aménagement auxquelles seraient intégrés des principes de sauvegarde de l'espèce et d'exploitation rationnelle.

État passé et actuel des populations de loups dans les Territoires du Nord-Ouest

Douglas C. Heard

1. Résumé

Dans les Territoires du Nord-Ouest, les captures de loups ont été relativement peu nombreuses jusqu'en 1924, date à laquelle un régime de primes de 30 $ a été adopté. Pendant les 13 années d'existence du régime, c'est-à-dire de 1924 à 1933 et de 1937 à 1938, une moyenne de 1000 loups par an ont été éliminés. En raison d'une réduction des populations de caribous, un important programme d'empoisonnement des loups a été mis en oeuvre de 1951 à 1964 dans les aires de répartition du caribou situées à l'est du Grand lac de l'Ours. Cette mesure semble avoir eu du succès, mais les populations de loups se sont sans doute reconstituées rapidement. Au début des années 1950, l'île Southampton n'était plus fréquentée par les loups en raison de la disparition du caribou due à une chasse excessive. En 1967, le caribou a de nouveau été introduit dans l'île et, depuis, les loups y sont retournés par migration naturelle. Dans les basses-terres de la rivière des Esclaves, dans le cadre d'un programme destiné à mettre fin à la destruction du troupeau de bisons, la chasse aérienne et le piégeage ont été utilisés comme moyens de réduction du nombre de loups. Ce programme de contrôle des loups a été abandonné, car les chasseurs ont omis de limiter les prises de bisons. À présent, les loups ont repris possession des aires de répartition antérieures dans les Territoires du Nord-Ouest et, en général, les populations mettent en évidence des densités naturelles. Les populations les plus denses fréquentent l'aire d'hivernage du caribou, et les moins denses, l'île Victoria et les îles Reine-Élisabeth. Le nombre de prises annuelles de loups a augmenté au cours des 20 dernières années, sans doute en raison de l'augmentation du prix des pelleteries et de l'utilisation de motoneiges pour la chasse aux loups.

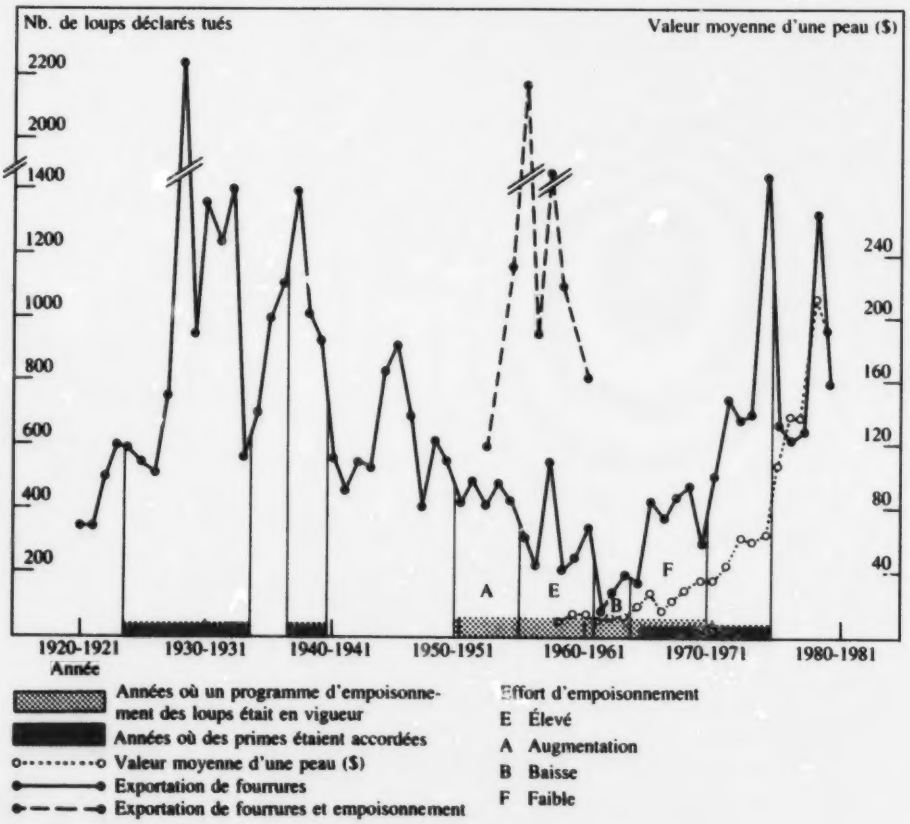
2. État passé des populations

2.1. Avant 1950

Dans les Territoires du Nord-Ouest, les captures de loups (*Canis lupus*) ont été relativement peu nombreuses jusqu'en 1924 (Freeman, 1976), année au cours de laquelle le gouvernement a créé une prime d'encouragement au contrôle des loups. À l'époque, les peaux de loups n'avaient pas de valeur commerciale notable et, chez certains autochtones, les croyances religieuses interdisaient de tuer ces animaux. En 1924, au moment où les peaux du renard arctique (*Alopex lagopus*), l'élément le plus recherché de la traite des fourrures dans l'extrême Arctique, se vendaient seulement 15 $ l'unité, la prime de 30 $ a suscité un vif intérêt chez les chasseurs et les trappeurs, et les prises de loups ont augmenté (Soper, 1928). En outre, au début des années 1920, le nombre de trappeurs (provenant principalement de la Scandinavie et du sud du Canada) s'est accru considérablement par suite de la hausse des prix des fourrures (Usher, 1971). Au cours des 13 années où les primes ont été octroyées, environ 1000 loups ont été capturés par année (de 1924 à 1933 et de 1937 à 1939, figure 1). Lorsque le régime de primes a été supprimé, le nombre moyen des prises est passé à moins de 700 par année (de 1934 à 1936 et de 1940 à 1949). La baisse du nombre de trappeurs sur le territoire était également à l'origine de la réduction des captures. À compter de 1938, seuls les Indiens, les Inuit et les personnes non autochtones qui possédaient déjà un permis étaient autorisés à pratiquer le piégeage (Usher, 1971); de plus, au

Figure 1
Nombre de peaux de loup exportées des T.N.-O. chaque année depuis 1920

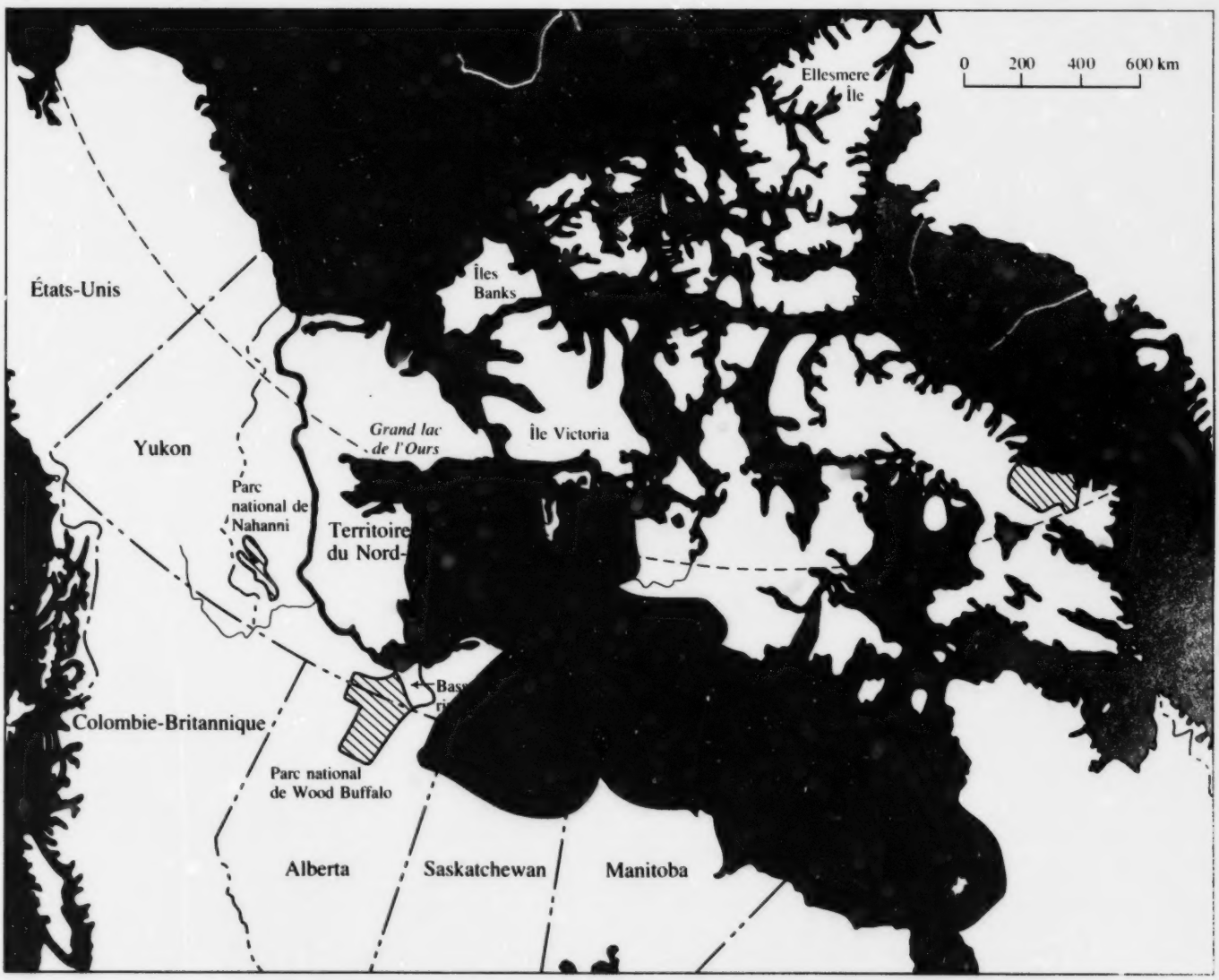
Figure 1



Source : Dossiers du Service de la faune des T.N.-O.

Figure 2
Carte des Territoires du Nord-Ouest illustrant les aires de séjour des principales hardes de caribous où les populations de loups ont fait l'objet d'études

Figure 2



cours des années 1940, la Seconde Guerre mondiale a entraîné une réduction du nombre des trappeurs.

2.2. De 1950 à nos jours

Au milieu des années 1950, le nombre de captures de loups s'est multiplié de façon marquée (figure 1). En 1948, les premiers relevés aériens de l'ensemble de l'aire de répartition du caribou (*Rangifer tarandus groenlandicus*) ont permis de déterminer que les populations de caribous du continent étaient beaucoup moins nombreuses que prévu et il était estimé qu'elles diminuaient rapidement (Banfield, 1954; Kelsall, 1968). Étant donné que le loup constituait le principal prédateur du caribou, les biologistes ont jugé qu'une réduction de la population de loups servirait de contrepoids à la véritable cause de la baisse du nombre de caribous, à savoir une chasse excessive. Dans le cadre du programme de contrôle des loups qui a été mis en oeuvre en 1951, les biologistes du gouvernement et les agents chargés du contrôle des prédateurs devaient poser des appâts contenant de la strychnine dans les aires d'hivernage des caribous. Le programme d'empoisonnement a pris de l'expansion chaque année et, dès l'hiver de 1955–1956, des appâts ont été placés dans presque toutes les aires d'hivernage du caribou, depuis le Grand lac de l'Ours jusqu'à la baie d'Hudson (figure 2). Une grande importance a été accordée à la destruction des loups jusqu'en 1960–1961, au moment où l'on a jugé que la situation avait été maîtrisée (Kelsall, 1968).

Entre 1955–1956 et 1960–1961, ce programme d'empoisonnement dans les Territoires du Nord-Ouest ainsi que dans le nord du Manitoba et de la Saskatchewan, a entraîné la mort de 1800 loups, dont une moyenne de 975 dans les Territoires du Nord-Ouest seulement (Kelsall, 1968). En outre, dans les Territoires du Nord-Ouest, une moyenne de 306 peaux par an étaient destinées à l'exportation, d'où l'augmentation des prises annuelles à environ 1300 (figure 1). Dans certains cas, les peaux exportées provenaient sans doute des captures effectuées au titre du programme de contrôle des loups (et, par conséquent, ont été comptées deux fois), mais les données sur l'exportation des fourrures ne permettent pas de déterminer le nombre de prises réelles, étant donné qu'elles ne précisent pas le nombre de fourrures utilisées dans les Territoires du Nord-Ouest même. On ignore la marge d'erreur de ces calculs.

Les conclusions de Kelsall (1968) établissaient que les populations de loups fréquentant les aires de répartition des caribous ont été considérablement réduites au cours du programme d'empoisonnement, étant donné qu'entre 1955 et 1960, le nombre de prises de loups est passé de 1755 à 450, le nombre de captures par tranche de 1000 $ dépensés est passé de 44 à 14 et le pourcentage de louveteaux de la population a augmenté dans une proportion de 62 % (de 13 à 73 %).

Le programme d'empoisonnement a permis de réduire le nombre de loups adultes de la population, mais le nombre de louveteaux semble avoir augmenté. De 1955 à 1960, le nombre d'adultes éliminés pour chaque dollar dépensé a diminué dans une proportion de 90 %, tandis que le nombre de louveteaux tués par dollar dépensé a doublé. Bien que le programme de lutte contre les loups n'ait pas été totalement abandonné en 1960–1961, les mesures ont été assouplies chaque année jusqu'en 1963–1964 au moment où le programme a finalement été supprimé dans la plupart des régions; toutefois, l'un des agents chargés du contrôle des prédateurs avait encore le mandat d'empoisonner les loups dans le nord de la Saskatchewan et sur les terres adjacentes des Territoires du Nord-Ouest jusqu'en 1970. En 1965–1966, en dépit des recommandations des biologistes du Service canadien de la faune, un programme de primes d'encouragement au contrôle des loups (40 $ le loup) a été mis en oeuvre dans l'ensemble des Territoires du Nord-Ouest en vue de fournir une certaine aide financière aux trappeurs. L'octroi des primes s'est terminé en mars 1975, bien que les dispositions de la loi ayant trait à ces primes n'aient été abrogées qu'en juin 1980.

2.2.1. Île Banks

Au cours du programme d'empoisonnement intensif dans les années 1950, il était facile de se procurer de la strychnine et des quantités considérables de ce poison ont été utilisées dans l'île Banks de 1955 à 1959. L'objectif du programme était de réduire la prédation par les loups des renards pris dans des pièges (Usher, 1970), mais le fait que les renards étaient également empoisonnés était avantageux pour les trappeurs qui pouvaient récupérer des peaux supplémentaires. D'après Usher (1970), le programme d'empoisonnement a permis de réduire le nombre des loups dans l'île Banks, et les populations sont demeurées peu abondantes pendant l'ensemble des années 1960. Le programme d'empoisonnement semble avoir été à l'origine de la réduction du nombre de loups, mais c'est sans doute une chasse soutenue qui a empêché l'augmentation de la population. La chasse semble encore responsable du nombre relativement faible de loups (moins de 1 loup par 260 km^2), (Beak Consultants Ltd, 1975, Banks Island Studies; Panarctic Oils Ltd.) puisque l'île offre un grand nombre de proies (Vincent et Gunn, 1981).

2.2.2. Île Southampton

Dans l'île Southampton (figure 2), les loups étaient entièrement disparus au moment où le dernier caribou (leur principale proie) a été abattu en 1955 (Parker, 1975). En 1967, 48 caribous ont été introduits dans l'île et, dès 1980, la population avait atteint plus de 1000 animaux (selon les archives du Service de la faune des Territoires du Nord-Ouest). En 1980, un loup a été capturé dans l'île Southampton et des traces d'autres individus ont été observées. Il s'agissait sans aucun doute de loups qui étaient venus du continent adjacent en passant sur la glace, et nous croyons qu'une population indigène ne tardera pas à se réinstaller dans l'île.

2.2.3. Basses-terres de la rivière des Esclaves

Dans les Territoires du Nord-Ouest, le plus récent programme de contrôle des loups a été entrepris dans les basses-terres de la rivière des Esclaves (figure 2) en 1978 et 1979, dans le cadre d'un programme destiné à ralentir le déclin de la population de bisons (*Bison bison*).

De 1959 à 1974, le troupeau de bisons des basses-terres de la rivière des Esclaves a fluctué entre 1500 et 2100 têtes (G. Calef, non daté, Status of bison in the NWT, Service des

Figure 3
Nombre de loups et de bisons observés dans les basses-terres de la rivière des Esclaves, 1966–1981

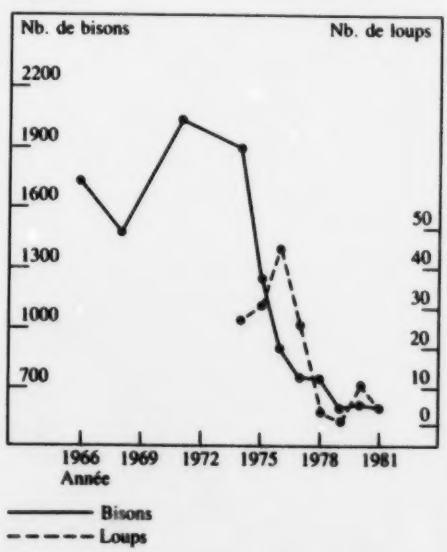
pêches et de la faune des T.N.-O., rapport provisoire inédit). En 1968 et 1970, une saison de chasse sportive au bison a été organisée respectivement à l'intention des résidents non autochtones des Territoires du Nord-Ouest et à l'intention des non-résidents du territoire. De 1970 à 1974, d'après les estimations, 150 bisons ont été capturés en moyenne chaque année au cours de la chasse sportive et de la chasse de subsistance des autochtones.

Au cours de l'hiver de 1974–1975, les ressources alimentaires du bison des basses-terres de la rivière des Esclaves ont diminué en raison de l'abondance de la glace et de la neige durcie en croûte. De nombreux bisons sont morts de faim tandis que d'autres, très affaiblis, devenaient une proie facile pour les loups (J. Van Camp, communication personnelle). De mars 1974 à mars 1976, la population de bisons est passée d'environ 1900 à 1250 animaux (figure 3). Dès mars 1976, une augmentation de la population de loups a été constatée (selon le nombre de loups observés au cours du dénombrement annuel des bisons) sans doute en raison du nombre accru de cadavres et d'animaux affaiblis; cette année-là, 900 bisons ont été dénombrés.

De mars 1976 à mars 1977, il y a eu diminution des populations de loups et de bisons, car on a dénombré 26 loups et 750 bisons. D'après Van Camp (communication personnelle), un modèle théorique d'une relation loup-orignal, proposé par Haber *et al.*, (1976), permettrait d'expliquer les baisses de densités. Selon le modèle, dans une relation stable prédateur-proie où cette dernière serait soumise à une chasse même modérée (3–5 %), une perturbation naturelle comme l'hiver rigoureux de 1974–1975 risquait d'entraîner une réduction marquée du nombre de proies, d'où la réduction notable de la densité des populations de prédateurs et de proies. Dans une telle situation, il faut préconiser *à la fois* la réduction de la chasse et de la prédation naturelle jusqu'à ce que le nombre de proies dépasse un certain niveau indéterminé. Le Service de la faune des Territoires du Nord-Ouest s'est fondé sur ce modèle dans son programme de gestion du bison.

En novembre 1977, un programme de contrôle des loups a été mis en oeuvre dans le but d'exterminer les loups dans l'aire de répartition du troupeau de bisons, mais les responsables du programme n'étaient pas sûrs de réussir. En général, les habitants des régions concernées étaient en faveur du programme. Au titre de celui-ci, une prime de 300 $ par loup était offerte aux trappeurs professionnels qui dressaient normalement leurs pièges dans la région. En outre, les trappeurs restaient propriétaires des peaux, dont la valeur atteignait environ 180 $ chacune. Les saisons de chasse sportive aux bisons ont été supprimées et l'on demandait aux chasseurs autochtones de diminuer volontairement leurs captures. Dès mars 1978, 34 primes avaient déjà été octroyées aux trappeurs, et le Service de la faune des Territoires du Nord-Ouest a décidé d'essayer d'éliminer les loups restants par chasse aérienne. Des chasseurs à bord d'un hélicoptère ont réussi à tuer 10 loups. Malheureusement, on n'a pas respecté les restrictions de chasse et on a capturé près de 50 bisons au cours de l'année. Néanmoins, de mars 1977 à mars 1978 (figure 3), la population de bisons n'a pas subi de baisse, et seulement 4 loups ont été observés au cours du relevé de mars 1978. En été 1978, au moins 39 bisons du troupeau sont morts d'enthrax. L'hiver suivant, des primes ont été versées pour le piégeage de 28 loups. Aucune chasse aérienne n'a eu lieu au cours du printemps. En 1978–1979, les chasseurs n'ont pas réduit suffisamment leurs captures de bison et, en mars 1979 (figure 3), seulement 2 loups et 600 bisons ont été dénombrés. Vu le manque de collaboration de la part des chasseurs, le programme de contrôle des loups a été abandonné, et le nombre de prédateurs et de proies semble s'être stabilisé à de plus faibles densités.

Figure 3



3. État actuel

Bien que dans certaines régions des Territoires du Nord-Ouest (île Southampton et basses-terres de la rivière des Esclaves), les perturbations d'origine anthropique de l'écosystème aient entraîné une réduction de la densité des loups, ceux-ci fréquentent actuellement l'ensemble de leur aire de répartition antérieure. L'île Coats dans la baie d'Hudson (figure 2) constitue l'unique endroit des Territoires du Nord-Ouest où il existe une population de proies indigènes non menacées par le loup. Celui-ci ne peut atteindre l'île qui est entourée d'eaux libres même en hiver.

La densité des loups des Territoires du Nord-Ouest a rarement fait l'objet d'une évaluation. En général, les populations les moins denses se trouvent dans l'île Victoria et dans les îles Reine-Élisabeth (figure 2), et les plus denses vivent en association avec les troupeaux de caribous qui passent l'hiver sur les îles. Selon Riewe (1978), dans le sud de l'île Ellesmere, soit la région de concentration maximale des loups, la densité n'était que de 1 animal par 900 km^2. En avril 1979, d'après nos propres estimations, au moins 250 loups vivaient en association avec une grande partie du troupeau de caribous de Bathurst (figure 2) sur une superficie de 1600 km^2 (1 loup par 6,4 km^2, selon les données du Service de la faune des Territoires du Nord-Ouest). Selon Parker (1973), en février 1968, il y avait un loup par 20 km^2 dans l'aire d'hivernage du troupeau de caribous de Kaminuriak (figure 2) dans le nord-est de la Saskatchewan et le nord-ouest du Manitoba.

Kelsall (1968) a évalué à 8000 le nombre de loups qui fréquentaient la totalité des aires de répartition des caribous (1 loup par 160 km^2) tandis que les estimations de Parker (1972) de la densité du loup sur l'aire de répartition du troupeau de Kaminuriak étaient d'environ 1 loup par 500 km^2.

Au titre de la NWT Wildlife Ordinance, les loups sont classés dans les catégories du gros gibier et des animaux à fourrure. Dans la plupart des régions, la chasse n'est généralement soumise à aucune réglementation de saison de chasse et il n'y a pas de limite de prises. Seuls les loups de la réserve faunique de Thelon (figure 2) jouissent d'une protection complète. Les Indiens et les Inuit ont le droit de chasser dans les trois parcs nationaux, c'est-à-dire Wood Buffalo, Nahanni et Auyuittuq (figure 2). En général, les captures de loups s'effectuent par des chasseurs en motoneige, mais dans quelques cas, les loups sont piégés. Le nombre de prises de loups a augmenté de façon marquée depuis 1961–1962 (figure 2), sans doute en raison de l'augmentation de la valeur des peaux (figure 1) et de l'utilisation accrue des motoneiges. En 1978–1979, l'exportation des peaux de loups des Territoires du Nord-Ouest a atteint une valeur record de 280 000 $.

3.1. État futur

Selon la politique actuelle du Service de la faune des Territoires du Nord-Ouest, aucun programme de contrôle des loups ne sera mis en oeuvre à moins de constater une réduction de la population des ongulés due, tout au moins en partie, à la prédation par le loup. Parmi les 4 principales populations de caribous, 3 troupeaux, à savoir ceux de Kaminuriak, de Beverly et de Bathurst (figure 2), semblent actuellement subir une baisse due à la chasse et à la prédation par le loup (Simmons *et al.*, 1979; Thompson et Fisher, 1979; Heard, 1980, rapport inédit). Au titre d'un plan de gestion destiné à augmenter le nombre de caribous, le Service de la faune des Territoires du Nord-Ouest étudie actuellement les avantages d'une réduction temporaire du nombre de loups dans les aires de répartition de ces troupeaux. À moins de préserver les troupeaux de Kaminuriak, de Beverley et de Bathurst, les loups disparaîtront sans doute de vastes régions des territoires comme cela s'est produit sur l'île Southampton. Dans la mesure où elle est accompagnée de restrictions sur la chasse, une réduction temporaire du nombre de loups devrait favoriser à long terme la survie des populations de caribous et de loups.

4. Remerciements

Nous tenons à remercier Susan Fleck, Bruce Stephenson, Rupert Tinling et Douglas Urquhart pour leur collaboration au cours de l'élaboration du présent rapport.

État des populations et gestion du loup dans le Territoire du Yukon

Bernard L. Smith

1. Résumé

Au Yukon, les loups fréquentent l'ensemble du territoire; cependant, peu de données ont été rassemblées sur la répartition des sous-espèces, la situation de la population et les répercussions de la prédation sur les populations de proies. Le présent rapport traite de la gestion des loups depuis 1919. Selon les règlements actuels sur les captures de loups, les possibilités offertes aux chasseurs et aux trappeurs sont nombreuses, bien que les méthodes de captures restent classiques. Étant donné que le bétail est restreint, le taux de prédation par les loups est faible. Aucune indemnisation n'est prévue pour les pertes de bétail. En raison des conditions actuelles, une attention limitée est accordée à la gestion des loups.

2. Introduction

Les aires de répartition des loups s'étendent sur l'ensemble du Yukon, depuis les forêts des basses-terres jusqu'aux régions de la toundra alpine et arctique. D'après l'étude de Nowak (1979) sur la répartition des loups, les sous-espèces ci-après (relevées de 1905 à 1943) occupent peut-être encore le territoire :

1. *Canis lupus ligoni* (loup de l'archipel Alexander), Goldman, 1937
2. *C. l. mackenzii* (loup de la toundra du district de Mackenzie), Anderson, 1943
3. *C. l. columbianus* (loup de la Colombie-Britannique), Goldman, 1941
4. *C. l. occidentalis* (loup de la vallée du Mackenzie), Richardson, 1829
5. *C. l. pampasileus* (loup de la partie centrale de l'Alaska), Elliot, 1905
6. *C. l. tundrarum* (loup de la toundra de l'Alaska), Miller, 1912

L'identification des sous-espèces se fonde sur la mesure des crânes de loups parmi un nombre limité d'échantillons; en réalité, il se peut qu'il y ait un nombre inférieur de sous-espèces. Les mesures morphologiques des crânes provenant d'un plus grand échantillon de loups de la partie centrale et de la zone arctique de l'Alaska ont mis en évidence une tendance clinale (Pedersen, 1982) au lieu des variations aléatoires des échantillons antérieurs plus restreints.

Au Yukon, les premières répercussions d'origine anthropique sur les populations de loups ont sans doute eu lieu au cours des années 1740, au moment où les autochtones de la zone qui constitue actuellement le sud-est de l'Alaska ont commencé la traite des fourrures avec les Russes. Vers la fin des années 1840, le commerce a été pris en main par la Compagnie de la baie d'Hudson et le nombre de prises est demeuré stable jusqu'à l'arrivée massive des mineurs au moment de la ruée vers l'or pendant les années 1896 à 1899. De nombreux mineurs en quête d'or sont devenus des trappeurs et, dès 1910, certaines espèces d'animaux à fourrure étaient disparues d'une grande partie du Yukon. Les données sur les captures ont été incomplètes jusqu'en 1919, année au cours de laquelle le gouvernement a imposé une taxe sur l'exportation des fourrures brutes (avant 1919, aucune donnée n'a été compilée). Durant les années 1920, le nombre moyen de peaux de loups destinées à l'exportation atteignait 163 par an.

Après 1921, les trappeurs non autochtones ont eu recours à la strychnine (les utilisateurs devaient se procurer un permis du gouvernement) en vue d'augmenter leurs captures et, de 1923 à 1929, les trappeurs ayant le plus grand nombre de captures recevaient des primes de 500 $, de 300 $ et de 200 $. En 1929, une prime de 30 $ était accordée pour chaque loup capturé, et le nombre de prises a atteint 43. Au début des années 1930, le taux d'exportation des fourrures est resté faible (en moyenne, 25 fourrures par an) jusqu'à ce que le régime de primes soit aboli en 1933. Au cours de cette période, 372 primes ont été versées en moyenne par année. En 1931, l'utilisation du poison a été interdite, mais il était impossible de s'assurer que le règlement était respecté; par conséquent, au cours du reste des années 1930, l'exportation des fourrures de loups a atteint une valeur sans précédent, soit une moyenne de 473 peaux par an. Pendant la première moitié des années 1940, 261 peaux de loups ont été exportées en moyenne chaque année. De 1946 à 1953, un nouveau régime de primes a été créé (20 $ la peau), mais il n'existe aucune donnée sur le nombre de captures. Pendant cette période, le nombre annuel de peaux destinées à l'exportation est tombé à 42 et ce nombre est demeuré faible dans les années 1950 (31 en moyenne par an).

Durant les années 1950, le gouvernement a entrepris des essais de lutte contre les prédateurs par l'utilisation des fusils à cyanure. Les programmes ultérieurs ont été étendus à des superficies de plus en plus grandes, et des aéronefs ont dû être utilisés pour répartir environ 154 appâts empoisonnés dans l'ensemble du territoire. Ces appâts ont été placés dans les régions où, selon l'avis des trappeurs, des agents de la Gendarmerie royale du Canada et des pourvoyeurs de gros gibiers, les loups semblaient les plus abondants. En général, la surveillance des programmes n'a pas été rigoureuse. Après trois hivers, le premier biologiste du Yukon, W.A. Fuller, a tenté d'analyser la situation. Il a comparé le succès relatif des programmes d'empoisonnement dans les Territoires du Nord-Ouest et au Yukon (en comparant le nombre de cadavres de loups retrouvés à la fin du printemps et le nombre d'appâts) pendant les hivers de 1956–1957 et 1957–1958; d'après lui, à cette époque, les loups étaient beaucoup moins abondants dans les zones du Yukon soumises au programme que dans celles des Territoires du Nord-Ouest et, au Yukon, les loups ne constituaient pas un danger pour le gibier.

Au cours des années qui ont suivi, l'utilisation du poison a diminué peu à peu et, en 1972, elle a été interdite. Durant les années 1960, les captures des trappeurs étaient en moyenne de 54 par an, et des primes (régime de primes en vigueur de 1969 à 1971) ont été octroyées pour environ 109 captures de loups. Au cours des années 1970, le nombre de captures des trappeurs a atteint 129 par an. Durant cette période, les non-résidents ont pris en moyenne 27 loups par année, tandis que de 1950 à 1970, cette moyenne n'était que de 10. Chez les autochtones, le nombre de prises n'a pas été déterminé de façon certaine, mais on estime que la récolte était de 30 à 50 loups par an. À part les statistiques de Fuller sur le nombre de captures de loups par station d'appât, il n'y a eu aucun autre dénombrement systématique des loups dans le territoire.

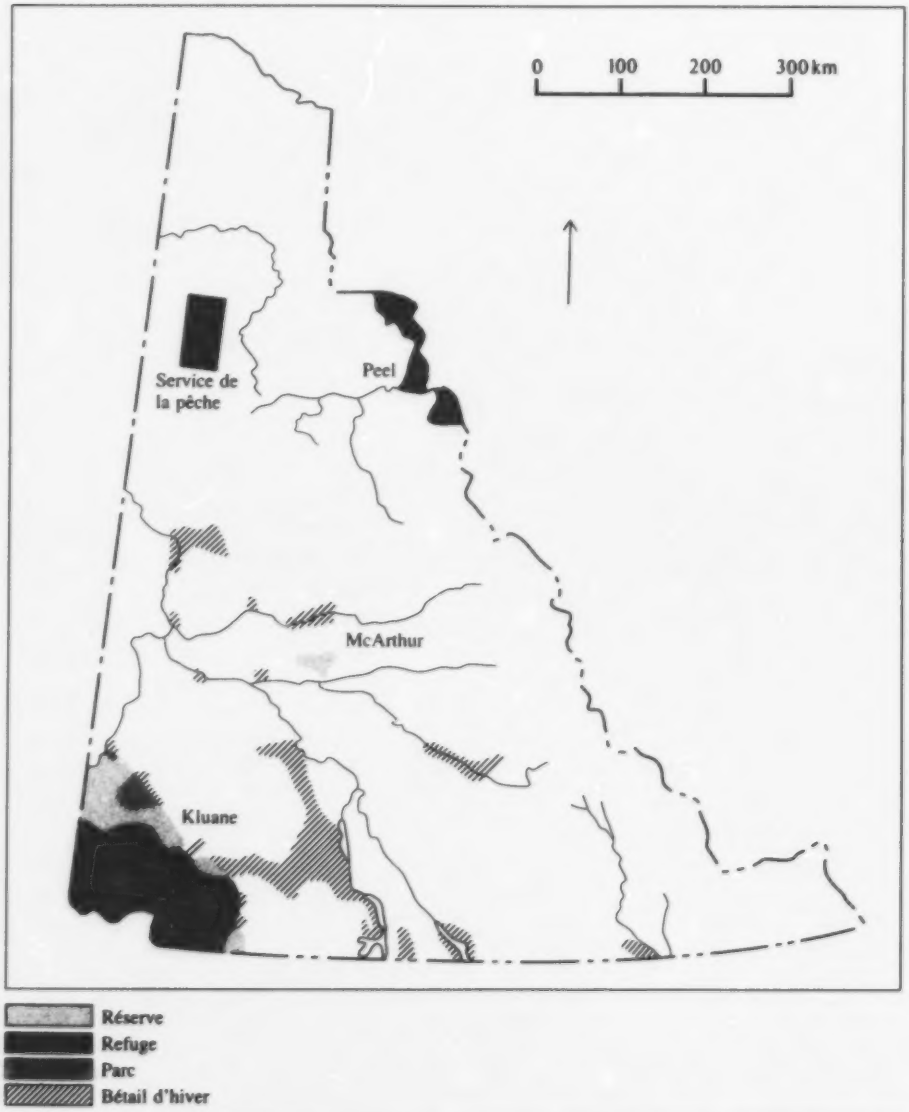
Figure 1
Emplacement des parcs, refuges et territoires d'hiver du bétail (surtout les chevaux) au Yukon

On croit qu'il existe des variations de la densité des loups, étant donné les différences notables du nombre de proies dans diverses régions du Yukon. L'influence de la diversité et de l'abondance des proies sur les densités de loups n'a fait l'objet d'aucune étude. On ignore dans quelles mesures les maladies influent sur la variation des densités de loups au Yukon, bien que, d'après Bergerud (communication personnelle), les maladies ne semblent pas être à l'origine de la réduction du nombre de loups qui fréquentent les aires de répartition du troupeau de caribous de la région de Porcupine. Des loups atteints de la rage ont été signalés dans la partie nord de l'Alaska (Chapman, 1978) et d'autres atteints de la maladie de Carré dans la partie sud-ouest du Yukon, mais le nombre précis de cas n'a pas été déterminé. Carbyn (1982*a*) a étudié les répercussions des maladies sur la population de loups du sud du Yukon. Cependant, aucune étude n'a été effectuée au sujet des perturbations d'origine anthropique et naturelle sur la densité, la répartition et la biologie des loups.

Jusqu'à récemment, il existait deux zones où le piégeage et la chasse par les personnes non autochtones était interdite, à savoir la Fishing Branch Game Preserve (3850 km^2) et la Peel Game Preserve (5950 km^2). En outre, le nombre de captures de loups par les autochtones dans ces régions était négligeable. Toutefois, en vertu des modifications apportées à la Loi sur la faune (1982), le loup ne jouit plus de protection dans ces réserves. Dans le Kluane Game Sanctuary (6860 km^2), le McArthur Game Sanctuary (1750 km^2) et le parc national de Kluane (21 760 km^2), il est interdit de chasser ou de piéger le loup. Ces réserves constituent 5,7 % de la superficie totale du Yukon (figure 1).

En ce qui concerne le reste du territoire, selon la Loi sur la faune, le loup fait partie de la catégorie du «gros gibier». Les détenteurs d'un permis de piégeage ainsi que les chasseurs autochtones et non autochtones sont donc autorisés à capturer le loup du 1er août au 15 juin. Aucun sceau ne doit être apposé sur les permis et il n'y a pas de limite de prises par chasseur, mais ces conditions font actuellement l'objet d'une révision. En vertu des règlements, la chasse aérienne ainsi que l'utilisation du poison sont interdites. En outre, bien que les saisons de chasse soient longues et qu'il n'y ait aucune limite de captures, les loups sont peu vulnérables aux méthodes classiques de chasse et de piégeage.

Figure 1



La prédation du bétail par le loup ne constitue pas un problème notable au Yukon, étant donné qu'il n'existe que quelques centaines de chevaux, moins de 100 têtes de bovins et qu'il n'y a ni mouton ni chèvre en liberté

Le caribou constitue une importante source alimentaire pour le loup dans le Nord. La prédation de ce dernier a fait l'objet de nombreux débats et même soulevé une controverse, car les intérêts de l'être humain consommateur entrent en conflit avec ceux des prédateurs (photo : SCF)

(figure 1). Dans les aires d'hivernage des chevaux, certains chasseurs ne respectent pas toujours les règlements interdisant l'utilisation du poison, mais les captures de ce genre semblent être peu nombreuses (Hoffman, communication personnelle). Lorsque des plaintes sont formulées pour des blessures subies par du bétail bien portant et placé en enclos, le gouvernement ou le ministère des Ressources renouvelables se charge d'éliminer les loups par chasse aérienne, empoisonnement ou piégeage. Toutefois, ce genre de mesures se limite à moins d'une dizaine par an (Lortie, 1982, ministère des Ressources renouvelables du Yukon, rapport inédit).

Au Yukon, il n'existe actuellement aucun programme d'élimination des loups en vue de la protection des populations d'ongulés. De telles mesures ne pourraient être envisagées à l'avenir que s'il y avait des preuves précises de réduction des espèces de proies et que si la prédation par le loup constituait sans aucun doute la principale cause de cette réduction. Compte tenu des données actuelles sur la situation des populations d'ongulés, il est peu probable que des programmes de contrôle du loup soient mis en oeuvre dans un proche avenir.

En ce qui concerne l'économie du territoire, les profits provenant des captures de loups et les coûts de gestion de cet animal sont négligeables. Les peaux de loups ne représentent que 1 % (9200 $) de la valeur totale des fourrures brutes destinées à l'exportation chaque année. Les peaux de loups sont recherchées par de nombreux chasseurs résidents et non résidents, mais les captures sont insuffisantes. Les non-résidents doivent verser une somme de 75 $ pour chaque prise de loup, mais, actuellement, les captures de cet animal ne constituent que 4 % de la récolte totale de ce groupe. Les coûts imputés au gouvernement et au public en matière de contrôle des loups sont faibles et dépassent rarement 2000 $ par an. Aucune forme d'indemnisation n'est prévue pour les pertes de bétail dues à la prédation. Les coûts de gestion du loup sont inférieurs à 5000 $ par année.

Le fait que la gestion du loup dans le territoire soit quelque peu négligée résulte, d'une part, du manque de données et de fonds et, d'autre part, de ce que la gestion des autres espèces de gros gibier et d'animaux à fourrure est prioritaire par rapport à celle des loups. On étudie actuellement les possibilités d'améliorer la réglementation et les méthodes de dénombrement relatives aux captures des loups par les chasseurs et les trappeurs. Lorsque la base de données sur les ongulés sera plus complète et qu'il y aura accroissement du nombre de prises, ou s'il y a augmentation de la valeur des peaux de loup ou du nombre de têtes de bétail, on accordera sans doute une attention plus particulière à la gestion des loups.

3. Remerciements

Nous tenons à remercier R. McAndless ainsi que le personnel des archives du Yukon pour leur collaboration en matière de données historiques ainsi que B. Slough et W. Kale pour leur aide au cours de la rédaction du rapport.

Perspectives historiques et actuelles de la gestion des loups en Alaska

Samuel J. Harbo, Jr.
et
Frederick C. Dean

1. Résumé

Les importants événements et conditions socio-politiques se rapportant au contrôle du nombre des loups et à leur gestion en Alaska depuis 1900 sont résumés ci-dessous. Le massacre des loups, caractéristique du début du XX^{e} siècle, s'est pratiqué à cause de l'octroi de primes territoriales. Après la Seconde Guerre mondiale, on a élaboré un programme fédéral de contrôle axé sur l'empoisonnement et la chasse aérienne. En 1959, la création de l'État a coïncidé avec l'accroissement des préoccupations pour les populations de loups; toute forme officielle de contrôle a alors été interrompue, sauf près des troupeaux de bétail. Les années 1970 ont été caractérisées par de brusques augmentations des populations de loups, la diminution des populations d'ongulés, la mise sur pied par l'État de mesures de contrôle et des litiges complexes et intenses. Chacune de ces phases est analysée en détail.

2. Introduction

Les programmes de gestion de la faune naissent de relations complexes entre les valeurs et les désirs de l'homme et ne se fondent pas uniquement sur les composantes biologiques des systèmes de ressources. Par conséquent, nous nous sommes attachés au cadre historique et socio-politique. L'Alaska Department of Fish and Game (ADF&G) prépare actuellement un examen des aspects biologiques d'au moins une série de mesures récentes de contrôle du nombre des loups. Le présent article donne un aperçu de cet examen, mais les personnes désirant de plus amples renseignements devront lire avec soin les nombreux documents auxquels nous faisons référence.

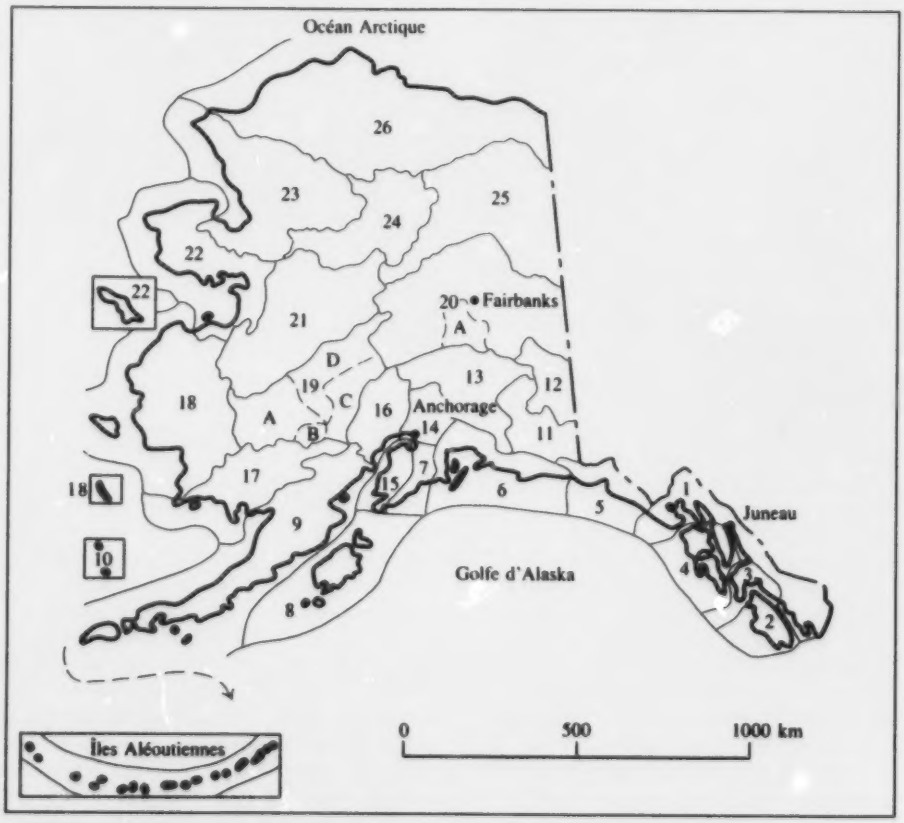
Les auteurs ont rédigé l'examen suivant sous forme de résumés chronologiques pour mettre en relief les programmes des organismes, les attitudes du public et certains des facteurs les influençant. Beaucoup de renseignements ont été tirés de rapports annuels de la Branch of Predator and Rodent Control (BPRC) du gouvernement fédéral, district de l'Alaska, et du US Fish and Wildlife Service (USF&WS) pour les années financières 1950–1965. Pour économiser de l'espace, nous n'avons pas consigné les références particulières à ces rapports ni les citations pour les renseignements très connus. Les noms géographiques de l'Alaska sont accompagnés du numéro des unités de gestion du gibier (GMU) correspondantes apparaissant à la figure 1. Les sections intitulées phase I à IV présentent brièvement les événements qui se sont déroulés dans un passé plus éloigné. La phase V traite d'événements récents.

Note : Vous pouvez vous procurer des exemplaires des Federal Aid Wildlife Reports et d'autres rapports inédits aux adresses suivantes : Alaska Department of Fish and Game, Subport Building, Juneau, Alaska 99801, ou Fish and Wildlife Reference Service, Unit I, 3840 York St., Denver, Colorado 80205.

3. Phase I — Contrôle sans discernement du nombre des loups au début du XX^{e} siècle

Au début de la colonisation par les Blancs et de la période d'exploitation minière, il existait peu ou pas de forme de contrôle gouvernemental organisé du nombre des loups; en général, le public considérait ces animaux comme des concurrents. Les efforts de contrôle des particuliers étaient très répandus et probablement très efficaces dans de vastes régions. *1900.* En raison du grand nombre de mineurs, la chasse commerciale est très répandue à l'intérieur de l'Alaska. Les mouflons de Dall sont

Figure 1
Unités de gestion du gibier en Alaska



vendus par centaines à Fairbanks (GMU 20). Des orignaux, transportés à pleins traîneaux, sont abandonnés sur le bord du sentier menant à la ville lorsque des chasseurs qui en reviennent annoncent que leurs prix ont beaucoup baissé. Les chasseurs commerciaux empoisonnent souvent les restes des carcasses pour tuer les loups. On dit que les populations de loups sont faibles.

1903. Le Camp Fire Club of America (CFCA) est créé. Des membres influents du monde scientifique, comme Ernest Thompson Seton, William T. Hornady et Gifford Pinchot, exercent de fortes pressions pour qu'on crée des parcs et qu'on limite le nombre des loups en Alaska (Belt, 1956).

1914. Le Congrès autorise le US Biological Survey à effectuer des expériences et des démonstrations sur les mesures de contrôle du nombre des animaux, y compris les loups (Young et Goldman, 1944).

1915. On adopte la première loi fédérale portant affectation de crédits, laquelle vise tout particulièrement les travaux de contrôle du Biological Survey sur les terres fédérales (Young et Goldman, 1944).

1915. La première assemblée législative territoriale adopte une mesure consistant dans le versement d'une prime à l'extermination de 10 $ par loup (Lensink, 1959). Des primes ont toujours été versées jusqu'en 1968 (et plus tard dans certaines régions), bien après la création de cet État.

1917. Le Congrès crée le parc national du mont McKinley (entre les GMU 13 et 20) à la suite des fortes pressions exercées par le CFCA et d'autres organismes.

1926. Dans l'un des rares dénombrements faits pendant cette période, Frank Glaser, guide devenu par la suite louvetier fédéral expérimenté, compte 5000 mouflons de Dall sur un étendue de 240 km de la chaîne de l'Alaska juste à l'est du parc McKinley (BPRC, 1953, rapport inédit). C'est dire l'abondance du mouflon.

1936. William Beach signale peu de mouflons dans le parc national du mont McKinley comparativement à ses observations de 1925 (Belt, 1956). Cahalane (1946) décrit de nombreux faits prouvant la diminution de l'effectif de mouflons causée par des hivers rigoureux.

1937–47. Le CFCA demande instamment que soient prises des mesures de contrôle du nombre des loups dans le parc national du mont McKinley en raison du faible nombre de mouflons (Belt, 1956). Le National Park Service réagit d'abord en chargeant Adolph Murie d'effectuer son étude sur les loups et les mouflons dans le parc. Les mesures de contrôle du nombre des loups antérieures à la Seconde Guerre mondiale du US Biological Survey en Alaska se rapportent surtout aux troupeaux de caribous.

1944. Murie (1944) arrive aux conclusions suivantes : le loup est le principal obstacle à la multiplication du mouflon de Dall dans le parc national du mont McKinley... Les loups s'attaquent surtout aux classes faibles de mouflons... (une telle prédation révèle) une adaptation normale de la relation prédateur-proie... Les divergences d'opinions sur la gestion du parc causent bien des affrontements. Belt (1956) donne son avis : «Le rapport de Murie n'a réussi à mettre en relief aucune politique d'urgence. C'est seulement un traité élaboré sur le comportement animal. Les seuls... signes d'une politique étaient en faveur du loup...»

4. Phase II — Programme fédéral organisé de contrôle du nombre des loups durant la période territoriale

Le programme fédéral de contrôle du nombre des loups est devenu l'un des aspects dominants de la gestion de la faune en Alaska. Les renseignements biologiques sur les interactions prédateur-proie étaient toujours rares, et les attitudes du public, largement défavorables aux loups.

1945–46. Le CFCA rédige et présente au Congrès le projet de loi HR-5401, prévoyant un programme sévère de contrôle des loups dans le parc national du mont McKinley (Belt, 1956). Le National Park Service décide, à contrecoeur, de tuer jusqu'à 15 loups (environ 50 %) fréquentant l'aire de répartition du mouflon dans le parc avant l'adoption du projet de loi (Cahalane, 1946).

1948. La BPRC étend ses travaux à l'Alaska. L'acquisition d'un avion Super Cub l'année suivante permet l'intensification de la chasse aérienne.

1950. La politique nationale de la BPRC contient l'énoncé suivant : «(Dans les régions sauvages) ... où les prédateurs ne mettent pas en danger la vie du bétail ou du gibier de la région ou près de celle-ci, le Fish and Wildlife Service ne préconise ni ne pratique le contrôle du nombre des prédateurs» (Presnall, 1950). Toutefois, les activités se déroulant en Alaska font place à des discussions quant à l'interprétation de «sauvage», «mettre en danger» et «pratique».

1951. Le programme de contrôle des loups du parc national du mont McKinley prend fin; moins de 12 loups ont probablement été tirés ou piégés depuis la présentation du projet de loi HR-5401, 6 ans auparavant (W. Nancarrow, communication personnelle).

1952. Le Territorial Sportsmen Inc., club de Juneau (GMU 1), commence à aider financièrement les travaux de contrôle local de la BPRC. L'«Operation Umiat» crée trois équipes de chasse de deux hommes en avion, qui couvrent près de 65 000 km^2 du versant nord de la chaîne Brooks (GMU 26) du 21 mars au 8 mai. La chasse aérienne et les appâts empoisonnés tuent 259 des 334 loups aperçus (BPRC, 1952, rapport inédit; Leveque, 1954). Une campagne nationale de publicité suscite beaucoup d'opposition. L'«Operation Umiat» envenime probablement le débat entre les biologistes et les responsables du contrôle en Alaska quant à la nécessité d'un vaste programme de contrôle. A. Starker Leopold et F. Fraser Darling, parrainés par la Conservation Foundation, visitent l'Alaska pendant la majeure partie de l'été; ils prennent connaissance de la plupart des aspects des travaux du USF&WS et de l'Alaska Game Commission. La BPRC restreint la mise en place d'appâts empoisonnés dans le sud-est de l'Alaska (GMU 1–4) à la période allant du 15 octobre au 31 mars comme mesure de protection de l'ours. Les appâts sont souvent largués sur les lacs (figure 2).

5. Phase III — Période de transition antérieure à la gestion par l'État

Pendant les années 1950, les divergences d'opinions se sont accentuées entre bon nombre de biologistes et la plupart des agents responsables du contrôle quant à la nécessité de limiter le nombre des loups. Les loups gagnaient lentement le public à leur cause, surtout parce qu'ils étaient un symbole de la nature

Figure 2
Un biologiste du USF&WS et son adjoint examinent des carcasses de loup provenant d'une station d'appâts empoisonnés près du village intérieur de Northway au début des années 1950. Cette scène est très semblable à celles observées à la même époque dans les zones côtières du sud-est de l'Alaska. (La photographie nous a été aimablement fournie par le USF&WS.)

sauvage et en raison de leur rareté ailleurs; les réactions contre l'utilisation de poisons s'intensifiaient.

Les mesures de contrôle des loups étaient davantage axées sur des situations particulières. Les régimes de primes étaient de plus en plus remis en question, même si de nombreuses personnes les considéraient comme une forme de bien-être rural.

1953. La BPRC modifie la «carabine à cyanure» (carabine munie d'un appât cyanuré pour prendre les coyotes) pour qu'elle soit utilisable contre les loups; elle devient la méthode normalisée de contrôle en été, malgré les problèmes qu'elle soulève. Une équipe de 6 ou 7 personnes de la BPRC sillonne le territoire. Leopold et Darling (1953) ramènent à de plus justes proportions l'importance de la prédation dans les populations d'orignaux et de caribous peu ou pas chassées et demandent instamment que soit faite une évaluation locale avant la mise en application de mesures de contrôle du nombre des loups. Le feu est considéré comme un facteur important dans la réduction des aires de répartition hivernales du caribou, et la prédation est recommandée comme outil de régulation des populations de caribous.

1954. On établit une documentation sur la forte mortalité des caribous causée par les loups dans la région de Kotzebue (GMU 23).

1953–54. Dans le sud-est de l'Alaska, le représentant de la BPRC déclare qu'il s'attache surtout à une des régions particulières, con-

trairement à l'approche précédemment utilisée où les efforts étaient éparpillés.

> «Il faut admettre qu'après les nombreuses années de contrôle avec des appâts fixes installés sur les plages du sud-est de l'Alaska, nous n'avons rien appris sur les loups, sauf qu'ils viennent sur les plages et y sont tués s'ils mangent les appâts empoisonnés (BPRC, rapport annuel inédit, AF 1954). Trois équipes de chasseurs aériens privés ont tué près de 200 loups dans la région arctique de l'Alaska; le nombre de caribous tués chaque année par les Inuit dans l'Arctique est d'environ 15 000.» (Woolford, 1955, USF&WS, rapport inédit.)

1955. Cinq équipes de chasseurs aériens à la prime abattent plus de 90 loups en six semaines dans le nord de l'Alaska.
1956. Crisler (1956) en vient à la conclusion que les loups choisissent souvent les caribous faibles et estropiés. En règle générale, les populations de loups augmentent dans l'ensemble de l'Alaska, sauf dans la presqu'île de l'Alaska (GMU 9). Les chasseurs à la prime abattent plus de 200 loups dans la région de Kotzebue.
1957. Le Secrétaire de l'Intérieur interdit la capture des loups dans le bassin de Nelchina (GMU 13) pour permettre des recherches sur les interactions prédateur-proie dans un milieu non perturbé; les biologistes estiment que le caribou a presque atteint sa capacité limite dans son aire de répartition et que l'augmentation du nombre des prédateurs est souhaitable.

L'assemblée législative territoriale transfère le Co-operative Predator Control Program du bureau du trésorier au nouvel ADF&G. Une nouvelle entente est signée : la BPRC est chargée du contrôle et l'ADF&G, des recherches. La BPRC admet que les interactions prédateur-proie sont mal connues et que les populations de loups augmentent malgré le programme de contrôle.

Une équipe de chasseurs aériens à la prime tue 118 loups pendant sa première expédition importante dans les terres boisées de l'intérieur du territoire.

On signale plus de 200 orignaux morts, tués probablement par les loups, dans la vallée de Koyukuk (GMU 24); la neige de printemps est croûtée et facilite les déplacements des loups.

La BPRC doit décider des priorités de trois facteurs, en vertu de son système de classification prioritaire des prédateurs : l'utilisation de la région par l'homme, les niveaux des populations prédatrices et proies, et les conditions de l'aire de répartition. La strychnine est le poison le plus souvent utilisé (figure 3).
1958. *Arctic Wild*, livre de Crisler (1958), mobilise beaucoup l'opinion du public en faveur des loups.

Plus de 1500 loups ont été abattus pendant les six années précédentes dans la GMU 26, qui comportait notamment la région couverte par l'«Operation Umiat». C'est seulement cette année-là que les biologistes ont découvert l'emplacement des aires de mise bas du troupeau de caribous de l'ouest de l'Arctique, qui utilise certaines parties des GMU 23, 24 et 26. Cette dernière découverte est un exemple typique du manque de connaissances biologiques sur la faune de l'Alaska. La valeur totale des primes à l'extermination du loup et du coyote en Alaska jusqu'en 1958 a dépassé 1,5 million de dollars.
1959. L'analyse par l'ADF&G du régime de primes à l'extermination établit ce qui suit (Lensink, 1959, ADF&G, rapport annuel 1958) :

> «Le contrôle du nombre des prédateurs est un outil nécessaire et précieux de gestion de la faune et des pêches. Pour en optimaliser l'utilisation, il faut s'en servir au bon endroit, au bon moment et de la façon la plus efficace possible. Un programme soigneusement élaboré permet de satisfaire à ces exigences, contrairement au régime de primes.»

La BPRC rouvre la station de Kotzebue, notamment en vue de contrôler le nombre des loups près des troupeaux de caribous.

L'ADF&G entreprend des études intensives sur les carcasses de loups. Burkholder (1959) n'a signalé aucune sélection des proies dans cette étude de Nelchina.

Le comité de contrôle des prédateurs de la Tanana Valley Sportsmen's Association ne parvient pas à une entente, après de nombreuses entrevues et deux hivers d'étude, sur la nécessité de limiter le nombre des loups ou sur les méthodes à utiliser (Tanana Valley Sportsmen's Association, Fairbanks, AK, 1959, rapport inédit).

6. Phase IV — Prise en charge par l'État de la gestion des prédateurs

L'État de l'Alaska a pris en charge la direction de la gestion des prédateurs (figure 4). Il a largement favorisé le loup en faisant ressortir ses qualités esthétiques et son potentiel pour la chasse sportive et comme trophée; l'intérêt porté par le public aux questions environnementales a rapidement grandi.
1960. Le 1er janvier, le nouvel État de l'Alaska assume la responsabilité des décisions relatives à la faune indigène et aux mesures de contrôle. Les spécialistes de la faune estiment préférable de réduire les troupeaux de caribous de l'Arctique et de Nelchina en raison de la détérioration des conditions de leur habitat.

Certains guides de chasse à l'ours polaire, voyant que le loup est devenu un trophée de chasse pour le public, initient leurs clients à la chasse aérienne au loup après la chasse à l'ours.

Les mesures de contrôle des loups de la BPRC se limitent à l'aire de répartition du caribou. En vertu d'une entente locale signée à Fairbanks, l'ADF&G décrète que : a) les «carabines à cyanure» ne doivent être utilisées que dans des situations d'urgence, b) les appâts fixes doivent être vérifiés tous les dix jours, et c) les carcasses de loups doivent être récupérées à des fins d'étude biologique dans la mesure du possible. L'ADF&G exige la réduction du contrôle du nombre des loups dans les plaines de Tanata (GMU 20), car les populations d'orignaux y sont importantes et habituellement inaccessibles; le nombre des loups y augmente donc légèrement. Dans une autre région, 4 loups sont relâchés dans la nature dans l'île Coronation (GMU 3) à titre d'expérience pour étudier les relations loup-cerf (Merriam, 1964).

Figure 3
Appâts de graisse de phoque (3000 L) préparés avec de la strychnine dans les années 1950. (La photographie nous a été aimablement fournie par le USF&WS.)

1961. L'Alaska Big Game Trophy Club promeut activement l'attribution d'un trophée pour les loups capturés après une «chasse équitable». La BPRC réduit son personnel en Alaska à trois employés permanents, et l'ADF&G se charge de l'étude des loups de Nelchina. On dit que, de façon générale, les populations de loups augmentent, sauf dans les régions arctiques. Rausch présente un article récapitulatif de la gestion des loups lors de l'Alaska Science Conference (Rausch, 1961).

1963. Mowat (1963) publie, sur les loups, un rapport en grande partie non fondé; il y nie l'importance de la prédation du caribou par le loup. Le livre devient un succès de librairie et engendre beaucoup de sympathie pour les loups.

L'Alaska Board of Fish and Game classifie le loup à la fois comme gros gibier et animal à fourrure. Le Board promulgue également des règlements imposant une limite de deux loups aux chasseurs aériens à la prime dans la partie arctique de l'Alaska.

1964. Une étude effectuée dans l'île Coronation montre que le nombre de cerfs a fortement diminué après qu'on y ait lâché des loups en 1960 (Merriam, 1964).

Le rapport du comité Leopold sur la politique fédérale de contrôle du nombre des prédateurs, présenté lors de la Conférence sur la faune de l'Amérique du Nord, recommande la création d'un comité consultatif, l'obligation de faire une évaluation interne et l'établissement de critères explicites relatifs à la réglementation des poisons, etc. (Leopold, 1964).

Rausch (1964) résume les progrès réalisés en matière de gestion des loups et de recherche en Alaska depuis 1959 et souligne la faible productivité des loups dans la partie arctique de l'Alaska.

1965. Le Secrétaire de l'Intérieur adopte le rapport du comité Leopold comme politique. Selon une étude de la prédation de l'orignal par le loup dans l'Isle Royale, le loup choisit de préférence les jeunes et les plus vieux adultes et, en général, cette prédation permet au troupeau d'orignaux de se tenir en deçà de sa limite d'alimentation et en bonne condition (Mech, 1966). L'étude rehausse l'image de l'espèce.

1966. Gordon Haber entreprend des études dans le parc national du mont McKinley; elles lui

Figure 4
Méthodes de chasse des prédateurs employées par la BPRC en Alaska

permettent d'établir un modèle d'écosystème (Haber, 1977) et des hypothèses dont il se sert par la suite au cours d'un long débat avec l'ADF&G.

1967. Il est établi dans le compte rendu d'un symposium sur le loup qu'en Alaska, cet animal a un rendement reproducteur élevé et que la mortalité des jeunes est la cause des fluctuations des populations (Rausch, 1967).

Un nouvelle politique fédérale en matière de lutte contre les dommages causés par des animaux met en relief la nécessité d'une collaboration avec les États et les propriétaires; les lignes directrices pratiques semblent restrictives, mais elles ont essentiellement permis la plupart des pratiques antérieures (Anonyme, 1968, 1979).

7. Phase V — Contrôle actif de l'État du nombre des loups et poursuites devant les tribunaux

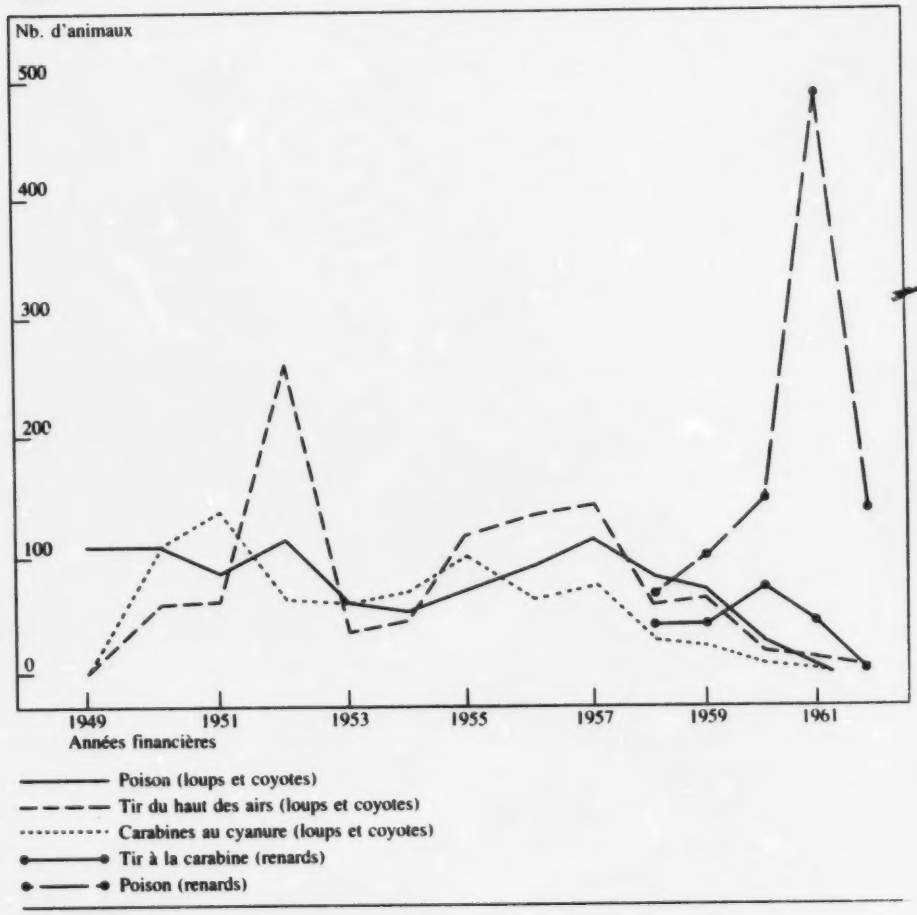
La présente section traite de la dernière décennie de façon plus détaillée. Il ne faudrait pas oublier les divers événements des phases I à IV traitant des changements qui se sont produits entre la période quasi coloniale et la création de l'État, de la prise de conscience écologique, de l'abandon d'une attitude de consommation à l'égard de la faune en faveur d'une attitude de non-consommation et de la création de processus juridiques à l'appui des préoccupations du public à l'égard des problèmes du milieu.

Pendant cette décennie, les primes à l'extermination ont été abolies, des limites strictes ont été imposées à la chasse aérienne, les attitudes des biologistes de l'État envers le contrôle du nombre des loups ont changé, les mesures de contrôle ont recommencé et les tribunaux sont intervenus.

En 1968, l'assemblée législative de l'État de l'Alaska a accordé au Board of Fish and Game le pouvoir d'abolir les primes à l'extermination à l'échelle de chaque GMU. Le Board l'a fait dans toutes les GMU, sauf dans certaines du sud-est de l'Alaska où une prime à l'extermination a continué d'exister pendant plusieurs années.

En 1971, le Congrès américain a adopté la Loi publique 92–157, appelée Airbone Hunting Act, qui interdisait l'utilisation d'aéronefs

Figure 4



pour la chasse, sauf en vertu d'un permis de l'État. L'Alaska avait choisi de continuer de délivrer des permis de chasse aérienne pendant l'hiver de 1971–1972, soulevant la colère de ceux qui pensaient que la loi fédérale avait complètement aboli cette pratique. Le commissaire de l'ADF&G, en partie à cause du tollé général, a mis fin à toute délivrance de permis de chasse aérienne au loup.

Certains groupes ont dénoncé âprement l'interruption de la chasse aérienne. L'Interior Wildlife Association, organisme récemment créé dont les objectifs étaient l'interruption de la chasse aux orignaux femelles et la reprise du contrôle du nombre des loups, a publié le premier numéro de l'Alaska Wildlife Digest pendant la dernière moitié de 1972. La vigueur des articles de ce numéro attaquant l'interdiction de la chasse aérienne égalait la ferveur des arguments qui, seulement quelques mois plus tôt, avaient condamné sévèrement l'ADF&G pour avoir continué de délivrer des permis. Ainsi, une partie de la société attribuait au loup une valeur supérieure à celle des autres animaux, tandis que l'autre ne semblait lui voir que des aspects négatifs. Un rapport sur le contrôle du

nombre des prédateurs et les primes à l'extermination en Alaska résume brièvement la situation qui a prévalu pendant les premières années d'existence de l'État (Anonyme, 1972).

En 1973, le Board of Fish and Game et l'ADF&G ont publié une série d'énoncés de politique rendus nécessaires par l'accroissement de la population humaine et la mise en valeur des ressources (ADF&G, 1973, rapport inédit). Ils stipulaient notamment que :

> «La gestion du gibier a toujours mis en relief la production maximale d'ongulés pour les besoins de l'homme... (mais) ses qualités esthétiques ou ses utilisations de non-consommation gagnent de l'importance dans le domaine de la gestion des ressources... les loups... survivront si l'on réussit à bien gérer les ongulés, pourvu que l'homme leur assure un minimum de protection. En ce sens, les loups peuvent être considérés comme un signe de notre intendance des terres de l'Alaska. Les régions abritant des populations importantes de loups n'ont pas été gravement perturbées par l'homme...
>
> «Lorsque l'utilisation des proies soulèvera des conflits importants entre l'homme et le loup, les populations de loups seront gérées de façon à minimiser de tels conflits. Les diverses valeurs récréatives et esthétiques des loups seront sur un pied d'égalité avec celles des espèces proies au moment de la décision finale en matière de gestion.»

De 1969 à 1972, la taille des populations proies importantes a subi de nombreuses réductions simultanément à l'accroissement de la protection accordée aux loups. En voici quelques exemples : le troupeau de caribous de Nelchina est passé d'environ 70 000 animaux en 1962 à moins de 8000 en 1972 (Bos, 1975); la population d'orignaux de la GMU 20A est tombée de plus de 10 000 en 1965 à environ 2900 en 1974 (Coady, 1976*a*,*b*; ADF&G, 1979, rapport thématique inédit 79-07); le troupeau de caribous de Steese-Forty Mile est passé de 40 000 dans les années 1960 (Skoog, 1968) à environ 5000 en 1974 (Davis *et al.*, 1974, ADF&G, Fed. Aid Wildl. Rep.). La coïncidence entre les dépeuplements chez les espèces proies et l'augmentation de la protection (et des populations) de loups a fait réclamer à grands cris la réduction du nombre de loups, bien que d'autres facteurs, comme la mortalité hivernale et l'accroissement des captures par l'homme, aient également été nettement responsables de ces dépeuplements.

Dès 1973, les gestionnaires de la faune de l'Alaska disposaient de données sur la diminution de plusieurs populations proies qui semblaient compromettre les loups (Rausch et Hinman, 1975). Dans le sud-est de l'Alaska, par exemple, les populations abondantes de cerfs de la fin des années 1950 et du début des années 1960 avaient atteint, au début des années 1970, de faibles niveaux sur toutes les îles importantes fréquentées par des loups, mais se trouvaient toujours en nombre modéré sur les principales îles sans loups (Rausch et Hinman, 1975; Olson, 1979).

La température (figure 5), le prélèvement par l'homme (figure 6) et la prédation par les loups (Coady, 1976*a*,*b*) semblaient être les raisons de la diminuation de la population d'orignaux de la GMU 20A, qui est maintenant surtout chassée par les habitants de Fairbanks à l'aide de véhicules de surface motorisés. Même si la population d'orignaux de la GMU 20A a diminué en 1971 bien en deçà de la capacité limite de l'habitat (Coady, 1976*a*,*b*), un faible taux de survie des faons et des jeunes de 1 an a suivi les hivers doux de 1971–1972, 1972–1973 et 1973–1974 (McKnight, 1974, 1975 et 1976, ADF&G, Fed. Aid Wildl. Rep.; Coady, 1976*a*,*b*). En 1973, les données ont persuadé les gestionnaires de la faune de l'Alaska que les loups contribuaient à tout le moins à la baisse des populations proies et aidaient à les tenir à un faible niveau. En 1974, les gestionnaires en sont venus à une conclusion impensable 10 ans auparavant : afin de reconstituer la population d'orignaux décimée de la GMU 20A et d'atteindre, en un temps raisonnable, les niveaux souhaitables de capture par l'homme, il faudrait mettre sur pied un programme de contrôle du nombre des loups. Les responsables de l'ADF&G savaient qu'une controverse publique s'ensuivrait, nécessitant de leur part une approche prudente et réfléchie. Au début de 1975, ils ont présenté une recommandation au Board of Fish and Game pour la faire approuver.

Selon les données limitées de relevés, les biologistes de l'ADF&G ont évalué la population de loups de la GMU 20A à environ 175 (Rausch et Hinman, 1975). Les habitants de Fairbanks croyaient que les loups étaient nombreux dans la région, car pendant les hivers de 1974 et 1975, ceux-ci avaient tué de 30 à 35 chiens domestiques des quartiers excentriques du Grand Fairbanks. La sécurité des enfants se rendant aux autobus scolaires et en revenant dans l'obscurité était de plus en plus préoccupante, mais aucune attaque par les loups n'a été signalée.

En février 1975, le Board a approuvé un plan visant à engager des équipes de pilotes-tireurs privés pour tuer les loups, enjoignant au commissaire de mettre le plan en vigueur immédiatement. Le Fairbanks Environmental Centre, les Amis de la terre et plusieurs particuliers n'ont pas tardé à intenter une poursuite en justice le 18 février 1975 à la cour supérieure de l'Alaska, troisième district judiciaire, et ont obtenu, le 3 mars 1975, une injonction interrompant le programme. Les demandeurs ont eu gain de cause, non pas parce que les mesures de contrôle étaient inopportunes sur le plan biologique, mais bien en raison d'une violation technique d'une loi de l'Alaska relative à la promulgation des règlements. Rausch et Hinman (1975) ont rédigé un rapport sur la perception de la controverse touchant le contrôle du nombre des loups par les gestionnaires.

L'épineuse controverse soulevée chez le public par la gestion des loups en Alaska a poussé le commissaire, dans une lettre du 17 juin 1975, à demander à la National Audubon Society d'effectuer un examen impartial des politiques de gestion des loups en Alaska. La société s'est dite intéressée, mais a précisé qu'elle avait besoin de fonds. Parallèlement, l'ADF&G a poursuivi ses plans de réduction des populations de loups.

Au printemps de 1975, l'assemblée législative de l'Alaska a divisé le Board of Fish

Figure 5
Abondance estimative des orignaux et des jeunes de l'année pour 100 femelles dans les populations d'orignaux de la GMU 20A (avec l'autorisation de l'ADF&G)

Figure 6
Récolte d'orignaux dans la GMU 20A de 1963 à 1975 (avec l'autorisation de l'ADF&G)

Figure 5

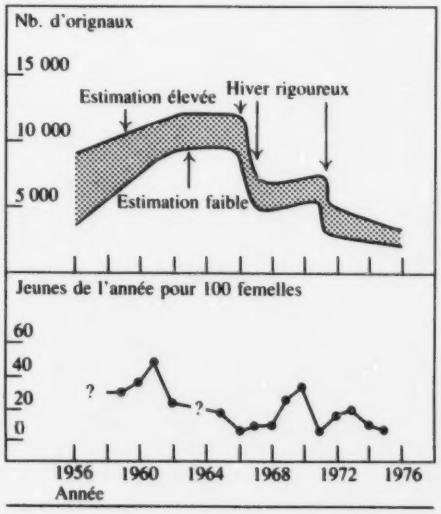
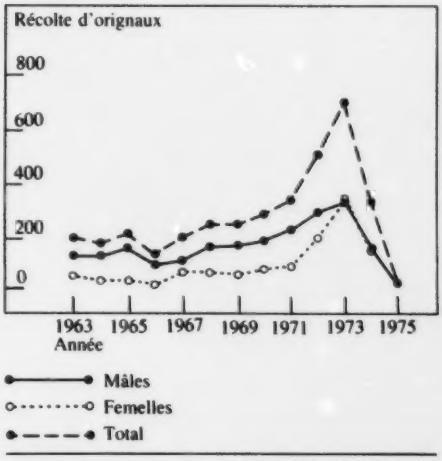


Figure 6



and Game en deux conseils de sept membres chacun — le Board of Fisheries et le Board of Game. En décembre 1975, l'ADF&G a présenté un plan modifié de contrôle des loups à l'Alaska Board of Game (à la suite du refus essuyé au mois de mars précédent). Des études sur les orignaux dans la GMU 20A effectuées en 1975, à la suite d'un autre hiver favorable, ont révélé que le taux de survie des faons et des jeunes de 1 an était toujours bas, les populations décimées étant stables ou continuant de diminuer (McKnight, 1976, ADF&G, Fed. Aid Wildl. Rep.).

La GMU 20A n'était pas le seul endroit où les fonctionnaires estimaient nécessaire de prendre des mesures. Dans la GMU 5, une petite population d'orignaux, importante pour les chasseurs locaux, était soumise à une importante prédation par les loups, après que le troupeau eut été réduit par des hivers rigoureux et une surexploitation possible par l'homme (Rausch et Hinman, 1975). Les captures d'orignaux par l'homme sont passées de plus de 300 par année en 1968 et 1969 à seulement 147 en 1973 (McKnight, 1975, ADF&G, Fed. Aid. Wildl. Rep.). Il a été recommandé de réduire le nombre de loups si les ressources financières de l'ADF&G le permettaient.

Un troisième projet, planifié par l'ADF&G en 1975, a consisté à effectuer des recherches sur les relations entre le loup et l'orignal dans la GMU 13, afin d'en apprendre davantage sur l'écologie loup-proie en Alaska. Le projet entraînait l'élimination complète des loups (environ 45) dans un région expérimentale de 800 km^2 et, ensuite, la comparaison du taux de survie de l'orignal (faons et jeunes de 1 an) avec celui d'une région avoisinante où les loups n'avaient pas été éliminés. Une étude des habitudes alimentaires et de l'écologie était déjà en cours dans ces deux régions grâce à la pose de colliers émetteurs sur des loups; l'étude était financée par les fonds fédéraux Pittman-Robertson (Stephenson, 1978, ADF&G, Fed. Aid Wildl. Rep.). Le nouveau projet de l'ADF&G a été examiné par des fonctionnaires du USF&WS, qui ont approuvé le versement d'une aide fédérale. Le Board of Game a approuvé les trois projets (GMU 20A, étude témoin de la GMU 13 et GMU 5) en décembre 1975, enjoignant à l'ADF&G d'utiliser des avions et des hélicoptères pilotés uniquement par son propre personnel. Cette dernière directive a permis de surveiller et de réglementer étroitement les travaux en vue de rassurer le public sur le nombre et l'emplacement des loups pris. Le Board a précisé que la réduction des populations de loups dans les GMU 5 et 20A ne devrait pas dépasser 80 % et que cet objectif devrait correspondre à un rapport de 1 loup pour 100 orignaux. Ce rapport était basé sur le fait que les populations d'orignaux diminuaient lorsqu'il n'y avait qu'un loup pour 12 orignaux ou moins (ADF&G, 1979, rapport thématique inédit 79–07). On estimait qu'une population où le rapport était de 1 pour 100 devrait augmenter. La réduction de l'effectif de loups dans les trois GMU devait durer trois ou quatre ans à titre d'essai, mais, faute de fonds, le projet n'a jamais été mis en application dans la GMU 5.

Pendant ce temps, l'ADF&G et la National Audubon Society ont mis au point les derniers détails des politiques de gestion des loups en Alaska. Toutefois, en raison des mesures prises par le Board, le vice-président exécutif de la société, dans deux lettres envoyées au commissaire et datées du 16 janvier et du 4 février 1976, a dit craindre que la crédibilité de l'examen ne soit gravement compromise. Il estimait que le public pouvait avoir l'impression que... «la National Audubon Society consentait ou donnait son approbation aux...» programmes de contrôle et que «... l'atmosphère actuelle, si lourdement chargée de controverses, pourrait entraver le travail de notre équipe, à la recherche de faits concrets et d'une opinion impartiale». Si l'ADF&G n'interrompait pas la chasse, la société devrait annuler le contrat. Le commissaire répondait par lettre le 9 février 1976 en déclarant notamment :

> «Nous n'avons jamais fait la proposition, et encore moins pris l'engagement, de mettre nos programmes... au réfrigérateur jusqu'à ce que l'étude soit terminée. Nous n'essayons sûrement pas de redorer notre blason en nous associant à la National Audubon Society et... nous voulons sincèrement obtenir une évaluation objective d'un tiers sur l'état de la population des loups en Alaska.
>
> «Si, à l'heure actuelle, une telle entreprise entraîne inévitablement la National Audubon Society dans des questions pouvant se révéler nuisibles à ses objectifs de conservation et à sa crédibilité,

je peux certainement comprendre sa décision d'abandonner l'étude que nous avons envisagée.»

Les programmes de contrôle se sont poursuivis et la société s'est retirée du contrat.

Pendant ce temps, des efforts visant à retarder ou interrompre les programmes de contrôle ont été entrepris. Des éditoriaux télévisés à l'échelle nationale ont attiré beaucoup d'attention : l'ADF&G a été confrontée à beaucoup d'informations erronées. Des milliers de lettres de protestation ont été envoyées au gouverneur ou à l'ADF&G.

Les événements les plus marquants sont les suivants :

5 janvier 1976. Les Defenders of Wildlife envoient une lettre au Secrétaire à la Défense demandant un Énoncé des incidences environnementales (EIE) avant de permettre à l'ADF&G d'entreprendre un programme de contrôle sur les terres du Département dans la GMU 20A.

19 janvier 1976. Le USF&WS bloque les fonds du programme de contrôle des loups dans la GMU 13. L'État décide toutefois de poursuivre le projet grâce à ses propres fonds.

22 janvier 1976. Le Sous-secrétaire adjoint à la Défense demande certains renseignements sur les programmes de lutte et exige officiellement que de tels programmes ne soient pas mis en oeuvre sur les terres du Département, jusqu'à avis contraire. L'État accepte.

23 janvier 1976. Les Defenders of Wildlife *et al.*[1] engagent une poursuite contre le Secrétaire de l'Intérieur à la cour de district des États-Unis pour le district de Columbia afin que soit rédigé un EIE pour le projet de la GMU 20A. Ils demandent une injonction préliminaire.

26 janvier 1976. Le juge du district de Columbia refuse l'injonction préliminaire pour la GMU 20A.

Les Defenders of Wildlife *et al.*[2] intentent une poursuite contre l'ADF&G et plusieurs fonctionnaires à la cour du district de l'Alaska, alléguant qu'un EIE est nécessaire pour l'étude du contrôle dans le GMU 13. Ils demandent une injonction.

28 janvier 1976. Le juge de la cour du district de l'Alaska impose une injonction interlocutoire temporaire à l'étude du contrôle dans la GMU 13.

30 janvier 1976. Le directeur du Bureau of Land Management (BLM) demande au gouverneur de l'Alaska d'interrompre la chasse aux loups dans la GMU 20A en attendant que la question soulevée à la cour du district de Columbia relative à la responsabilité de gestion du BLM soit résolue. L'État accepte.

6 février 1976. Le directeur adjoint du BLM envoie un mémoire à l'État déclarant que la question soulevée le 30 janvier est résolue. L'État peut poursuivre la chasse dans la GMU 20A, et il le fait effectivement.

17 février 1976. Les Defenders of Wildlife *et al.* modifient l'objet de leur poursuite à la cour du district de l'Alaska pour englober le Secrétaire de l'Intérieur et le directeur du USF&WS comme défendeurs.

25 février 1976. Le juge de la cour du district de Columbia se prononce contre les Defenders of Wildlife *et al.*, déclarant qu'un EIE n'est pas nécessaire pour la GMU 20A.

27 février 1976. Les Defenders of Wildlife *et al.* modifient une autre fois l'objet de leur poursuite à la cour du district de l'Alaska pour inclure la GMU 20A (appelé chef d'accusation II; le chef d'accusation I est la plainte concernant la GMU 13), mais ne réussissent pas à obtenir une injonction interlocutoire temporaire pour arrêter la chasse dans la GMU 20A.

8 mars 1976. Le juge de la cour du district de l'Alaska décide qu'un EIE n'est pas nécessaire pour l'étude du contrôle dans la GMU 13. Il refuse l'injonction permanente demandée et rejette le chef d'accusation I.

9 mars 1976. Les Defenders of Wildlife *et al.* en appellent du jugement rejetant le chef d'accusation I.

31 mars 1976. Le bureau du Secrétaire à la Défense envoie un télégramme annulant sa demande de suspension temporaire des programmes de lutte sur les terres relevant de sa juridiction.

5 août 1976. Les Defenders of Wildlife *et al.* en appellent de la décision de la cour du district de l'Alaska auprès de la cour d'appel, neuvième circuit.

13 septembre 1976. La cour du district de l'Alaska accède à la requête, faite par l'ADF&G, de jugement sommaire du chef d'accusation II. Le chef d'accusation II est rejeté.

22 août 1977. La cour d'appel, neuvième circuit, confirme la décision de la cour du district de l'Alaska du 8 mars 1976.

On comprendra davantage le déroulement de ces événements si l'on sait que la courte période de clarté diurne avant la fin de janvier, notamment dans la GMU 20A, et les mauvaises conditions d'enneigement prévisibles après la fin de mars limitent énormément l'efficacité des mesures de contrôle du nombre des loups. De plus, les poursuites se rapportent presque exclusivement au National Environmental Policy Act de 1979 (NEPA) qui exige une évaluation écrite des incidences environnementales avant qu'un organisme fédéral ne se livre à une activité majeure.

Les mesures prises par le Secrétaire à la Défense et les deux procès ont établi plusieurs points importants. La poursuite relative aux terres de la Défense établissait que l'État avait effectivement la responsabilité et le pouvoir de gestion de ces terres. Le cas à la cour du district de Columbia a établi qu'un protocole d'entente signé en 1968 entre l'Alaska et le BLM ne prévoyait pas l'approbation du BLM pour un projet de lutte contre les loups, à moins que des poisons ne soient utilisés, donnant au programme le statut de «programme fédéral et d'État». La cause a également fait ressortir que même si les terres fédérales sont en cause, cela ne donne pas en soi au contrôle du nombre des loups le statut de «mesure fédérale». Le juge du district de Columbia a en outre déclaré que «... même s'il s'agit d'une mesure fédérale,... elle ne constitue pas en elle-même une mesure fédérale majeure modifiant énormément la qualité de l'environnement humain...» (cri-

[1]Natural Resource Defense Council, Inc.; Animal Protection Institute; Int. Fund for Animal Welfare — USA; The Humane Society of the US; the Fund for Animals; Animal Welfare Institute; The Wild Canid Survival and Research Center — Wolf Sanctuary; et 4 particuliers.

[2]The Humane Society of the US; Animal Protection Institute; Int. Fund for Animal Welfare — USA; The Wild Canid Survival and Research Center — Wolf Sanctuary; the Fund for Animals; Alaska Field Representative for Friends of the Earth; et 4 particuliers.

tères précisés dans le Registre fédéral I, août 1973). La cour du district de l'Alaska a confirmé ce dernier point, établissant que l'abattage de tous les loups dans le secteur expérimental de la GMU 13 ne réduirait cette population que de 13 %; une telle diminution «... ne modifiera guère la qualité de l'environnement humain...», n'étant donc pas une mesure majeure nécessitant un EIE. Le juge de l'Alaska n'a pas précisé si cette mesure était du ressort fédéral.

Une cause qui n'a pas été résolue à la satisfaction de l'État est le blocage des fonds fédéraux Pittman-Robertson pour l'étude du contrôle des loups dans la GMU 13. Bien que la cour de l'Alaska ait décidé qu'un EIE n'était pas nécessaire, le USF&WS n'a pas débloqué les fonds. Dans une lettre adressée au USF&WS en date du 27 janvier 1976, le président du Board of Game mettait en doute l'à-propos de la coupure. Il laissait également entendre que les exigences d'un EIE étaient mal interprétées lorsqu'il déclarait :

> «Une autre préoccupation majeure est que vos récentes directives contribuent à une pratique qui, à long terme, pourrait avoir de graves conséquences pour nous tous. Elle consiste à utiliser de plus en plus la National Environmental Policy Act de 1979 pour faire de l'obstruction. En d'autres termes, si une mesure imminente ne peut être arrêtée d'aucune autre façon, on demande un EIE. À tout le moins, ce processus retardera la mesure. Une telle utilisation de la législation sur la qualité de l'environnement, notamment dans un cas comme le nôtre, où l'ampleur des perturbations anthropiques (c'est-à-dire la réduction de la population de loups dans l'ensemble de l'unité 13 d'environ 14 %) est moindre que d'autres engendrées par des processus environnementaux naturels (c'est-à-dire des fluctuations naturelles des populations de loups), ébranlera énormément la confiance du public en une telle législation, amenant peut-être la formulation de propositions qui affaibliront grandement la loi de 1969. J'espère que l'annulation par le Fish and Wildlife Service de l'étude sur les loups n'est pas qu'un simple reflet de votre volonté d'adopter cette pratique obstructionniste.»

Malgré les obstacles, le personnel de l'ADF&G pensait avoir éliminé tous les loups du secteur expérimental de la GMU 13, à l'exception de deux ou trois (Stephenson, 1978, ADF&G, Fed. Aid Wildl. Rep.). L'objectif n'a pas été atteint dans la GMU 20A; l'ADF&G a réussi à éliminer 66 loups, 69 autres ayant été capturés par des particuliers se livrant au piégeage commercial ou récréatif (ADF&G, 1979, rapport thématique inédit 79–07). Le rapport loup-orignal de 1 pour 29 à 40, après la fin du programme de contrôle, était loin de l'objectif de 1 pour 100, mais constituait un changement important comparativement au rapport de 1 pour 13 antérieur au programme (ADF&G, 1977, rapport inédit).

Certains groupes, n'ayant pu interrompre les mesures de contrôle du nombre des loups devant les tribunaux, ont demandé réparation au Congrès. Quatre projets de loi essentiellement identiques ont été présentés à la Chambre des représentants à l'été 1976. Ils précisaient que le Secrétaire de l'Intérieur, en collaboration avec les États, devrait faire une étude globale des loups afin d'élaborer «... des mesures efficaces et suffisantes... pour conserver ces animaux et pour s'assurer qu'ils soient traités de façon humanitaire». Les projets de loi précisaient également que «... toute chasse de ces animaux à partir d'aéronefs... et tout massacre à grande échelle de ces animaux, pour des fins de recherche ou autres...» devraient être arrêtés jusqu'à ce que le Secrétaire ait terminé l'étude et formulé ses recommandations. Le Congrès pourrait affecter des fonds de 50 000 $ pour l'année financière 1977 et pour chacune des deux années financières suivantes. Les projets de loi n'ont pas été adoptés, sans doute en partie grâce au témoignage très sensé et persuasif présenté par le directeur du USF&WS le 20 septembre 1976 lors d'une séance d'un sous-comité. Le directeur a souligné que les projets de loi empiétaient sur les droits des États à gérer leur faune indigène; il soulignait également l'insuffisance des crédits affectés. Les parties suivantes de son témoignage étaient particulièrement intéressantes pour les fonctionnaires de l'Alaska :

> «En janvier de cette année, nous avons avisé l'ADF&G que nous bloquions les fonds versés en vertu de la loi Pittman-Robertson à un projet de contrôle du nombre des loups, en attendant que soit fait l'examen de la conception du projet qui a, par la suite, été jugé approprié. Les fonds destinés à ce projet n'ont toutefois pas été débloqués... Comme vous le savez, monsieur le Président, cette question suscite énormément d'intérêt dans le public. Nous recevons encore des lettres presque quotidiennement en faveur de la préservation des loups... rien... ne prouve que les populations de loups diminuent ou sont à un point critiquement bas en Alaska. Le contraire est toutefois vrai pour les populations d'orignaux et de caribous de certaines régions de l'Alaska.»

Bien que la venue de l'été ait interrompu les mesures de contrôle du nombre des loups et, par le fait même, atténué la controverse, des faits nouveaux se sont produits. Des analyses préliminaires des relevés aériens du troupeau de caribous de l'ouest de l'Arctique effectuées en juillet 1976 ont révélé que le troupeau avait beaucoup diminué, passant d'environ 240 000 têtes en 1970 à près de 50 000 en 1976 (ADF&G, 1976). Ce troupeau constituait une source de subsistance très importante pour les habitants ruraux du nord-ouest de l'Alaska, qui en capturaient environ 24 000 chaque année (ADF&G, 1976, rapport inédit). L'ADF&G a immédiatement pris des mesures d'urgence pour reconstituer le troupeau. Les études ayant indiqué que l'aire de répartition du troupeau n'était pas en cause et que l'homme et le loup étaient responsables en grande partie de la mortalité (ADF&G, 1976, rapport inédit; Davis *et al.*, 1975, ADF&G Fed. Aid Wildl. Rep.; Doerr, 1979), des mesures d'urgence ont été adoptées pour réduire les prises. L'ADF&G a fermé en août la saison de chasse

habituellement ouverte à l'année, en attendant l'élaboration de nouveaux règlements très restrictifs et a établi des plans de contrôle du nombre des loups dans l'aire de répartition hivernale du troupeau. L'organisme a tenu des audiences publiques à Barrow (GMU 26), Fairbanks et Kotzebue au début d'août pour obtenir l'avis du public sur les plans de gestion. Pendant la réunion du 4 août 1976 à Fairbanks, l'Alaska Conservation Society a recommandé de réduire le plus possible les prises de caribous par homme (de préférence au point zéro), se disant d'avis que le triste état actuel du troupeau de l'ouest de l'Arctique :

> «... pourrait être l'une de ces situations inhabituelles où pour le bien à court et à long terme de l'homme, et peut-être même pour le bien à long terme des loups eux-mêmes (puisqu'ils dépendent du caribou), l'ADF&G devrait limiter le nombre de loups, à titre de mesure d'urgence temporaire, pour amoindrir la diminution du troupeau de caribous de l'ouest de l'Arctique.» (Voir également Weeden, 1976.)

Certains groupes écologistes de l'extérieur de l'Alaska ne partageaient pas cette opinion. Dans un communiqué publié en août, le Wildlife Committee, Atlantic Chapter, Sierra Club, a critiqué l'ADF&G et donné de nombreuses raisons pour lesquelles les mesures de contrôle ne devaient pas être entreprises. Le communiqué disait en outre :

> «Vous pouvez bien demander ce que vous pouvez faire pour arrêter ces chasses; tous les citoyens et les groupes environnementaux intéressés peuvent prendre les mesures suivantes : l'État de l'Alaska a récemment demandé au gouvernement fédéral de lever le moratoire sur la capture de 9 mammifères marins ... actuellement protégés en vertu du Marine Mammals Act. Bien que ces populations aient atteint des niveaux assez bons... l'État de l'Alaska, étant donné sa mauvaise gestion des loups, inadéquate sur le plan environnemental, ne (devrait) pas se voir attribuer ... la gestion de ces mammifères à moins qu'il ne prouve qu'il est capable d'utiliser des méthodes de gestion et de conservation de la faune, comme dans le cas de sa population de loups. Faites parvenir vos opinions à Thomas Kleppe, Secrétaire de l'Intérieur...»

Le communiqué ajoutait :

> «Nous avons appris, grâce à l'expérience de l'hiver dernier, que le gouverneur Hammond de l'Alaska, l'ADF&G et le président Ford ont fait la sourde oreille aux demandes d'interruption de la chasse au loup. Cette année, nous nous adressons à une personnalité politique qui, croyons-nous, est assez profondément intéressée à l'environnement pour tenter de mettre fin à cette perversion de la gestion de la faune. Écrivez à Jimmy Carter en lui demandant de soutenir publiquement nos opinions relatives au caractère destructif de ces chasses et à leur nature écologiquement malsaine.»

L'Alaska Conservation Society, par l'intermédiaire de son vice-président, a répondu à ce communiqué le 6 octobre 1976 de la façon suivante :

> «Le communiqué intitulé 'L'Alaska prévoit l'expansion massive des chasses aériennes au loup' et publié cet été par votre comité est embarrassant pour les protecteurs de l'environnement de l'Alaska et du pays. Vous vous servez de faits erronés et — rien d'étonnant — atteignez des conclusions impossibles à soutenir. Nous espérons que cette lettre pourra vous éclairer sur le sujet et servira de fondement à un programme d'information plus précis de votre part... vous trouverez ci-joints des renseignements que vous devriez étudier attentivement. La prochaine fois que vous voudrez publier quelque chose sur l'Alaska, ayez l'obligeance de vérifier les faits. Nous serons heureux de vous apporter notre aide.»

En automne 1976, le Board enjoignait l'ADF&G de mettre sur pied un programme de contrôle de la population de loups dans les parties à forte densité de loups de l'aire de répartition hivernale du troupeau de l'ouest de l'Arctique situé dans les GMU 23 et 24. Une fois de plus, près de 80 % des loups des régions désignées devaient être éliminés pendant l'hiver 1976–1977, mais par des équipes de chasse privées détentrices de permis et non pas par des employés de l'ADF&G. En apprenant l'existence de ce projet, les représentants juridiques de la National Resources Defense Council, des Defenders of Wildlife et de la section de l'Alaska du Sierra Club ont demandé au Secrétaire de l'Intérieur, dans une lettre datée du 11 novembre 1976, de préparer un EIE avant le début de toute mesure de contrôle par l'État. Ils soutenaient qu'un protocole d'entente de mai 1976 entre l'ADF&G et le BLM, de même que le fait que la plupart des terres en jeu relevaient du BLM, rendaient ce dernier responsable des mesures de contrôle, d'où la nécessité d'un EIE. Le Secrétaire n'a pas fait faire d'EIE. Dans l'intervalle, l'ADF&G a mis le programme sur pied et émis jusqu'à 30 permis à l'intention des équipes de pilotes-chasseurs, qui seraient délivrés en novembre, période où les jours sont courts et le manteau nival faible. Peu d'équipes y ont participé, la plupart attendant la clarté diurne et les conditions d'enneigement plus favorables de la fin de février. Toutefois, des poursuites ont été intentées en février de la façon suivante :

4 février 1977. Les Defenders of Wildlife *et al.*[1] intentent une poursuite à la cour du district de Columbia contre le Secrétaire de l'Intérieur. Les demandeurs soutiennent que le Secrétaire doit procéder à un EIE en vertu de deux lois fédérales, la Federal Land Policy and Manage-

[1] Natural Resources Defense Council; Int. Fund for Animal Welfare — US; The Humane Society of the US; the Fund for Animals; Animal Welfare Institute; The Wild Canid Survival and Research Center — Wolf Sanctuary; Friends of the Earth, Inc.; et 7 particuliers.

ment Act de 1976 (FLPMA) et l'Alaska Native Claims Settlement Act, ils demandent une injonction.

14 février 1977. Le juge de la cour du district de Columbia émet une injonction préliminaire forçant le Secrétaire à ordonner à l'État d'interrompre le programme sur les terres gérées par le BLM dans les GMU 23, 24 et 26 (décret du Secrétaire n° 2999, 17 février 1977).

22 février 1977. L'État de l'Alaska et la Mauneluk Association, organisme regroupant les autochtones de l'Alaska, intentent une poursuite à la cour du district de l'Alaska contre le Secrétaire de l'Intérieur (partie défenderesse) et les Defenders of Wildlife *et al*. (partie intervenante), demandant la suspension du mandat de la cour du district de Columbia. L'État demande à la cour de déclarer que le Secrétaire n'a pas l'autorité pour interrompre les mesures de contrôle.

1er mars 1977 (date approximative). Le Secrétaire de l'Intérieur en appelle de l'injonction à la cour d'appel du district de Columbia.

16 mars 1977. Le juge de la cour du district de l'Alaska déclare dans une décision préliminaire que l'Alaska devrait être partie au procès. Il déclare qu'aucun EIE n'est nécessaire. Il n'accède toutefois pas à la demande de suspension de l'injonction de la cour du district de Columbia, soutenant que deux décisions contradictoires des cours de district placent le Secrétaire de l'Intérieur dans une position intenable.

11 avril 1977. Le juge de la cour du district de l'Alaska réaffirme son verdict préliminaire. Il soutient également que le Secrétaire de l'Intérieur a le pouvoir d'interrompre le programme de contrôle du nombre des loups, mais qu'aucun EIE n'est nécessaire puisque le Secrétaire s'est abstenu d'exercer ce pouvoir.

21 juillet 1977. L'État de l'Alaska en appelle de la décision du juge de la cour du district de l'Alaska auprès de la cour d'appel, neuvième circuit. L'État soutient que le Secrétaire n'a pas le pouvoir d'interrompre le programme. Onze autres États et l'Association internationale des organismes des pêches et de la faune adhèrent à cette cause à titre de parties intéressées; le débat s'élargit rapidement pour couvrir toutes les espèces fauniques non migratrices.

26 juillet 1977. Les Defenders of Wildlife *et al*. en appellent de la décision du juge de la cour du district de l'Alaska relative à l'EIE. Ils demandent confirmation de la décision du juge sur le pouvoir du Secrétaire d'arrêter la chasse visant à contrôler le nombre des loups.

22 février 1979. La cour du neuvième circuit décide que le Secrétaire de l'Intérieur n'a pas à faire faire un EIE, mais ne se prononce pas sur les pouvoirs du Secrétaire.

16 mars 1979. La cour d'appel du district de Columbia annule l'injonction concernant le troupeau de caribous de l'ouest de l'Arctique «pour manque d'équité» et ordonne que la plainte soit rejetée. «Dans un mémoire inédit accompagnant notre ordonnance, nous avons dit que : 'en raison de solides principes directeurs de courtoisie, cette cour ne devrait pas entreprendre d'examen indépendant des questions résolues par un jugement du neuvième circuit'.»

28 février 1980. Le Secrétaire de l'Intérieur consigne le décret n° 3047 dans le Registre fédéral, lequel annule le décret précédent interdisant toute chasse aérienne dans les terres relevant du BLM dans les GMU 23, 24 et 26.

Les procès qui se sont déroulés en 1977 s'attachaient à nouveau aux exigences de la NEPA. Ils ont soulevé et clarifié plusieurs questions importantes relatives aux EIE, mais ne se sont pas attaqués aux problèmes concernant l'autorité du fédéral ou de l'État.

La cour du neuvième circuit, se prononçant sur un appel d'une décision de la cour du district de l'Alaska, a évité la question de l'autorité du fédéral ou de l'État, mais a précisé que le non-exercice d'un pouvoir ou de fonctions attribués au Secrétaire n'exigeait pas d'EIE. Les juges du neuvième circuit étaient également réticents à imposer les prescriptions de la NEPA en l'absence de fonds fédéraux, comme cela s'est produit dans le cas du troupeau de l'ouest de l'Arctique.

La cour d'appel du district de Columbia a confirmé essentiellement la décision de la cour du neuvième circuit et cassé l'injonction prononcée par la cour du district de Columbia.

Bien que les poursuites en justice aient interrompu le contrôle du nombre des loups dans l'ouest de l'Arctique, après la capture de seulement 9 loups, le troupeau de caribous a probablement été exposé à une prédation moindre pendant l'hiver. Fait inattendu, près de la moitié du troupeau est restée pendant tout l'hiver dans ses quartiers d'été au nord de la chaîne Brooks, où la densité des loups est faible (ADF&G, 1977, rapport inédit). Soixante-quinze pour cent de la moitié de la population ayant hiverné au sud de la chaîne Brooks a passé l'hiver dans une région d'où 75 loups avaient été éliminés par le bref programme de contrôle et par une chasse et un piégeage intensifs de la part de particuliers. Ces activités ont probablement été le fait d'habitants de l'Alaska mécontents du litige ayant arrêté les mesures de contrôle. Dans l'ensemble des GMU 23 et 24, près de 200 loups ont été capturés par les trappeurs et des chasseurs pendant l'hiver de 1976–1977 (ADF&G, 1977, rapport inédit).

Le programme de réduction de la population des loups dans la GMU 20A s'est poursuivi pendant l'hiver 1976–1977, 27 loups ayant été capturés dans le cadre du programme de contrôle de l'ADF&G et 26 autres par des trappeurs et des chasseurs (ADF&G, 1979, rapport thématique inédit 79–07). En avril 1977, on évaluait le rapport loup-caribou à 1 pour 50 à 80 (ADF&G, 1977, rapport inédit). Le déclin du troupeau de caribous a été interrompu, et le taux de survie des faons et des jeunes de 1 an a fortement augmenté dans la région où s'était déroulé le programme de contrôle. Dans les régions adjacentes, où les populations de loups n'ont pas été réduites, les taux de survie des faons et des jeunes de 1 an ont semblé inchangé (Hinman, 1978, ADF&G, Fed. Aid Wildl. Rep.).

L'étude portant sur le contrôle du nombre des loups s'est poursuivie dans la GMU 13. À l'hiver 1976–1977, 12 loups qui avaient gagné la région expérimentale, ou s'y trouvaient depuis le début de l'étude, ont été éliminés, portant le nombre d'animaux tués à 52 (ADF&G, 1979, rapport thématique inédit 79–07). Le taux de survie des faons d'orignaux a semblé légèrement meilleur dans la région d'élimination des loups, d'après la mortalité des jeunes portant un collier émetteur, mais l'ours brun a semblé être un facteur de mortalité important (Ballard *et al*., 1981). L'ADF&G a entrepris une étude pour mesurer l'ampleur de cette prédation.

Aucun nouveau programme de contrôle du nombre des loups n'a débuté pendant l'hiver 1977–1978. Le programme a continué dans la GMU 20A, 39 loups ayant été capturés par l'ADF&G et 4 par des trappeurs, d'où un rapport loup-orignal plus bas de 1 pour 40 en 1978. La population d'orignaux a continué d'augmenter, les données connues permettent de supposer que l'augmentation annuelle dans la zone de contrôle a été de 15 %, mais seulement de 1 % à l'extérieur de celle-ci. Avant le programme de lutte, la population de 2900 orignaux à l'automne 1975, avec un rapport de 14 faons pour 100 femelles, a atteint les 3500 têtes à l'automne 1978, avec un rapport de 50 faons pour 100 femelles (ADF&G, 1979, rapport thématique inédit 79–07). Les résultats ont convaincu l'ADF&G et le Board of Game que les mesures de limitation dans la GMU 20A étaient le principal facteur expliquant ces augmentations. De plus, un rapport loup-orignal de 1 pour 50 et non pas celui proposé à l'origine de 1 pour 100 semble suffisant pour obtenir le taux de croissance souhaité.

L'étude du programme de contrôle dans la GMU 13 s'est poursuivie en 1977–1978. Huit loups ont été capturés dans la région expérimentale (ADF&G, 1979, rapport thématique inédit 79–07). L'étude des orignaux et des ours a confirmé que ces derniers étaient la cause d'une forte mortalité des faons pendant plusieurs semaines après leur naissance, engendrant de nouveaux problèmes pour les gestionnaires responsables (Ballard *et al.*, 1981).

Le succès remporté dans la GMU 20A a suscité de plus en plus de demandes de contrôle du nombre des loups de la part des résidents d'autres régions. Reconnaissant que de nouveaux projets de contrôle du nombre des loups étaient probables, le Board a pris des mesures au printemps 1978 en vue de faire du contrôle une tâche de gestion habituelle de l'ADF&G et non pas un programme spécial imposé. Le 7 avril 1978, le Board a adopté un Énoncé de principes directeurs indiquant que le commissaire pourrait permettre l'utilisation d'avions pour la lutte contre les loups s'il jugeait que toutes les conditions suivantes étaient satisfaites :

1) l'utilisation prioritaire de la faune dans une région doit être l'utilisation des espèces proies à des fins d'alimentation ou de chasse récréative;

2) les populations proies ont été réduites à un niveau inférieur à celui jugé être la capacité de l'habitat ou sont tenues à ces niveaux;

3) les populations proies sont à des niveaux inférieurs à ce qui pourrait raisonnablement satisfaire l'utilisation prioritaire;

4) on ne peut contrôler suffisamment le nombre de prédateurs en modifiant les saisons de chasse et de piégeage et les limites de prises;

5) le contrôle du nombre des prédateurs grâce à l'utilisation d'aéronefs en vertu d'un permis est considérée comme une méthode efficace pour cette région; et

6) de telles mesures de contrôle du nombre des prédateurs dans une région peuvent être suffisamment surveillées et réglementées.

Le commissaire ne sera plus tenu de toujours obtenir une approbation avant de permettre la chasse aérienne, mais on lui a indiqué qu'il doit tenir le Board au courant de ses activités.

Un rapport de l'ADF&G présenté au Board le 28 novembre 1978 a recensé 7 nouvelles régions où les populations d'ongulés étaient chroniquement basses et dans lesquelles était envisagée la réduction de la population des loups. Le personnel de l'ADF&G a préparé des rapports thématiques pour ces régions et les a présentés au commissaire pour obtenir son approbation.

Dès décembre 1978, la législation sur les terres de l'Alaska, qui finirait par être adoptée et intitulée l'Alaska National Interests Lands and Conservation Act, était une question délicate à Washington et en Alaska. Toute la série de projets de loi était communément appelée «d(2)». Toutes les questions susceptibles d'être controversées tant en Alaska qu'à l'extérieur de cet État ont été examinées de très près quant à leurs répercussions sur les d(2). Par conséquent, les ramifications politiques de même que la valeur biologique des nouveaux projets de contrôle du nombre des loups devront être évaluées soigneusement. Le commissaire a supprimé 4 des projets avant d'informer le gouverneur des mesures proposées.

L'ADF&G a tenu plusieurs réunions publiques pour évaluer la réaction aux 3 projets restants; la réaction a été en grande partie favorable. Toutefois, le commissaire, coincé entre les préoccupations de la politique nationale et locale, a cherché à obtenir l'accord du Board avant d'agir. Pendant ce temps, le programme de contrôle de la GMU 20A s'est poursuivi (18 loups y ayant été éliminés pendant l'hiver), tout comme l'étude de la GMU 13, où 2 loups ont été éliminés (ADF&G, 1979, rapport thématique inédit 79–07).

Le 9 mars 1979, le Board a donné son accord au contrôle du nombre des loups dans 3 nouvelles régions : les GMU 19A et B, le bassin versant Innoko de la GMU 21 et le bassin versant Nowitna de la GMU 21. Les populations perturbées étaient celles d'orignaux. Toutes ces régions, sauf la GMU 19B, sont importantes pour les chasseurs de subsistance locaux. Les rapports loup-caribou dans les GMU 19A et B et les bassins versants Innoko et Nowitna ont été évalués (ils ont été révisés par la suite) à 1 pour 15, 1 pour 28 et 1 pour 10 respectivement. La délivrance d'un permis de chasse aérienne à des équipes de pilotes-tireurs privés a commencé le 11 mars 1979.

Ces trois nouvelles campagnes sont immédiatement devenues une source de controverses. Le Special Committee on Subsistence de l'Assemblée législative de l'Alaska, dans un communiqué du 22 février 1979, a jugé que ces programmes étaient peu indiqués sur le plan politique en ce qui concernait les d(2). Deux poursuites en justice ont été intentées de la façon suivante :

12 mars 1979. Les Defenders of Wildlife *et al.*[1] intentent une poursuite contre le Secrétaire de l'Intérieur *et al.* à la cour du district de Columbia, demandant un jugement déclaratif et injonctif. Les demandeurs soutiennent que le Secrétaire a autorité sur les programmes de contrôle fondés sur la Federal Land Policy and

[1]Natural Resources Defense Council, Inc.; Int. Fund for Animal Welfare; The Humane Society of the US; the Fund for Animals; Animal Welfare Institute; The Wild Canid Survival and Research Center — Wolf Sanctuary; World Wildlife Fund — US; et 2 particuliers.

Management Act (FLPMA); ils demandent donc un EIE.

13 mars 1979. La cour du district de Columbia prononce une injonction interlocutoire temporaire enjoignant au Secrétaire de «... prendre toutes les mesures nécessaires pour interrompre le massacre des loups à partir d'aéronefs par des agents de l'État de l'Alaska...» sur les terres fédérales dans les trois régions où la lutte se fait.

23 mars 1979. La cour du district de Columbia émet une injonction préliminaire et décide qu'il faut rédiger un EIE. La cour refuse également la demande du Secrétaire que la cause soit transférée à la cour du district de l'Alaska et qu'elle soit rejetée en l'absence de l'Alaska comme partie indispensable.

Mars 1979. Trois parties privées intentent une poursuite contre l'ADF&G *et al*. en cour supérieure de l'Alaska, troisième district judiciaire, alléguant que le Board of Game a délégué plus de pouvoirs au commissaire que la Loi ne lui en attribue et que le gouverneur a exercé une influence politique indue sur les projets de contrôle du nombre des loups. La cour refuse la demande d'injonction interlocutoire temporaire.

Début avril 1979. Le Secrétaire de l'Intérieur *et al*. en appellent de la décision de la cour du district à la cour d'appel du district de Columbia.

31 mars 1979. Le Secrétaire de l'Intérieur consigne le décret nº 3036 au Registre fédéral, lequel interdit toute chasse aérienne sur les terres gérées par le BLM dans les trois régions de lutte des GMU 19A, 19B et 21.

Août 1979. Le juge de la cour supérieure rejette la cause, déclarant que le commissaire a l'autorité voulue et qu'aucune influence politique indue n'a été exercée de façon évidente.

5 février 1980. La cour d'appel du district de Columbia décide que le Secrétaire n'a pas à déposer d'EIE. Elle se prononce également sur l'autorité de l'État en matière de contrôle du nombre des loups (voir ci-dessous).

28 février 1980. Le Secrétaire de l'Intérieur consigne le décret nº 3047 au Registre fédéral, lequel annule le décret antérieur (nº 3036).

La cause de la cour supérieure de l'Alaska a souligné l'instabilité existant sur le plan politique en Alaska. Dans un mémoire étayant une requête de jugement sommaire déposée auprès de cette cour le 2 avril 1979, l'avocat des demandeurs a déclaré :

> «Qu'on le veuille ou non, cette chasse est un facteur de la dynamique du Congrès entourant les délibérations sur les d(2). Elle a soulevé de nombreuses questions relatives à la capacité de l'État de gérer la faune (les orignaux et les loups), a été une source de controverse chez les électeurs des membres du Congrès des régions urbaines éloignées de l'Alaska et a engendré certains débats entre les chasseurs de subsistance et les écologistes en faveur d'un projet de lois d(2) fort. Que l'on considère cette chasse comme un suicide politique ou comme une tentative soigneusement organisée, même infructueuse, pour diviser les partisans du projet de loi, il est clair que la chasse est tissée de controverses politiques.»

Les poursuites devant les tribunaux du district de Columbia ont essentiellement confirmé les jugements précédents des tribunaux au sujet des EIE. Elles ont de plus établi l'autorité de l'État et du fédéral.

Les Defenders of Wildlife *et al*. dans leur poursuite en cour du district de Columbia, ont allégué que la FLPMA conférait au Secrétaire de l'Intérieur le pouvoir d'interdire le programme de contrôle du nombre des loups sur les terres fédérales, d'où la nécessité d'un EIE, qu'il exerçât ou non ces pouvoirs. La cour d'appel du district de Columbia a abordé directement la question de l'autorité, déclarant qu'en vertu de la BLM Organic Act, le Congrès «...attribue aux États la responsabilité première des programmes de gestion de la faune à l'intérieur des limites de leur territoire». La cour n'a pas souligné que le Congrès pouvait avoir un droit de préemption sur la gestion de la faune, par l'État, des terres fédérales, mais celui-ci doit clairement manifester son intention de le faire. En résumé, la cour a déclaré: «Loin de tenter de modifier la division traditionnelle des pouvoirs sur la gestion de la faune, la FLPMA la réaffirme largement et explicitement.» La cour d'appel du circuit a renversé la décision du juge de la cour de district.

La chasse du printemps de 1979 a permis d'éliminer 29, 11 et 5 loups dans les GMU 19A et B et les bassins versants Innoko et Nowitna respectivement. L'ADF&G n'a jugé la chasse efficace que dans le bassin versant Aniak dans la GMU 19A; l'efficacité était beaucoup moindre dans d'autres régions en raison du mauvais temps et de la fermeture des terres fédérales (ADF&G, 1979, rapport thématique inédit 79–07).

À l'automne 1979, l'ADF&G a présenté au Board le rapport thématique 79–07 et de la documentation à l'appui du programme de contrôle du nombre des loups. Le rapport contenait une déclaration clarifiant nettement la position de l'organisme sur le contrôle :

> «L'ADF&G reconnaît fondamentalement que les programmes de réduction des populations de loups destinés à reconstituer les populations d'ongulés décimées ne sont pas nécessaires pour augmenter la population des espèces prédatrices ou proies et n'ont pour seul but que d'accroître le nombre d'animaux destinés à la consommation humaine.»

Le rapport thématique affirmait également à nouveau que l'ADF&G ne réduirait le nombre des loups qu'en cas de problèmes particuliers dans une région donnée; le Département ne délivrerait aucun permis de chasse aérienne à des fins sportives.

Le rapport thématique formulait trois recommandations pour l'hiver et le printemps de 1980 : que le contrôle entrepris antérieurement dans les GMU 20A, 19A et 19B se poursuive, que les programmes mis en oeuvre dans les bassins versants Innoko et Nowitna de la GMU 21 soient annulés «en raison de contraintes budgétaires et à la lumière de l'efficacité marginale des programmes de contrôle dans ces régions tant que les terres du fédéral resteront interdites» (bien qu'une décision ultérieure ait permis de poursuivre les activités dans les deux régions), et que des mesures de contrôle soient entreprises dans trois nouvelles régions

de la GMU 20. Deux des nouvelles régions abritaient des populations décroissantes d'orignaux et ne montraient presque aucun signe d'amélioration malgré la restriction des saisons de chasse et des limites de prises (ADF&G, 1979, rapport thématique inédit 79–07). L'autre région abritait des populations réduites d'orignaux et de caribous.

Des équipes de pilotes-tireurs privés, en vertu de permis restreints, ont été chargés du contrôle, le nombre de loups à éliminer dans chaque unité étant précisé. D'après leur expérience dans la GMU 20A, les gestionnaires de l'ADF&G espéraient obtenir un rapport loup-orignal de 1 pour 50, plutôt que le rapport précédemment utilisé de 1 pour 100.

Une quatrième nouvelle région, précédemment incluse dans le programme de contrôle, était retirée pour la raison suivante :

> «Bien que toutes les données biologiques appuient fortement la nécessité d'un programme temporaire de réduction des populations de loups dans la région, le Département estime qu'il ne serait pas du tout avantageux pour l'État de mettre sur pied un programme de ce genre à l'heure actuelle. Les facteurs motivant cette décision comportent notamment le projet de retrait du fédéral du Yukon-Charlie, le fort pourcentage d'autres terres fédérales et la nature délicate de la question du règlement des revendications de terre.»

Les mesures de contrôle dans les GMU 23 et 24 (relatives au troupeau de caribous de l'ouest de l'Arctique), qui avaient débuté en 1977, étaient toujours interrompues par un décret du Secrétaire de l'Intérieur, comme nous l'avons mentionné plus haut. Le décret n'a été levé que le 28 février 1980, après que la cour d'appel du district de Columbia eut rendu une décision en faveur de l'État.

Les nouvelles mesures de contrôle du nombre des loups n'ont pas soulevé beaucoup d'autres controverses, bien que plusieurs organismes, comme Greenpeace, aient fait connaître leur opposition. Le public, notamment en Alaska, a semblé accepter les affirmations de l'ADF&G et du Board qu'il fallait gérer les proies et les loups afin d'atteindre les objectifs qu'ils avaient définis grâce à l'apport du public. Sur le plan fonctionnel, le contrôle du nombre des loups était devenu plus une activité de gestion normale qu'une mesure spéciale très transparente exigeant beaucoup d'audiences publiques et de débats.

L'état des mesures de contrôle pendant l'hiver 1980–1981 est resté essentiellement le même que celui de l'hiver précédent. Bien que toute interdiction légale contre le contrôle ait été levée avec la décision de la cour d'appel du 5 février 1980, les mesures de limitation n'ont pas repris dans l'aire de répartition hivernale du troupeau de l'ouest de l'Arctique. Le troupeau avait beaucoup augmenté en raison des hivers favorables, de la restriction des saisons de chasse et des limites de prises, et du fait que la plupart des animaux continuaient d'hiverner dans les régions à faible densité de loups.

L'ADF&G et le Board ont estimé que le programme de contrôle dans la GMU 20 ayant débuté au printemps de 1976 était un succès. Bien qu'il n'ait jamais atteint le niveau désiré de réduction des loups, il s'est produit une augmentation très importante du nombre d'orignaux dans la région visée. L'objectif provisoire de gestion de 5000 orignaux sera atteint d'ici 2 ou 3 ans. Il reste toujours à savoir si ce niveau de population est souhaitable par rapport aux conditions de l'habitat, aux loups et à l'homme. La principale utilisation des ressources fauniques de la GMU 20A, d'après les souhaits du public, notamment les personnes vivant près de la région, est la consommation de l'orignal. Afin de perpétuer cette utilisation, il sera peut-être nécessaire de maintenir la population de loups à un niveau artificiellement réduit.

Que nous réserve l'avenir?

La croissance démographique de l'Alaska ainsi que l'accroissement de l'utilisation des terres à des fins d'agriculture, de foresterie, d'exploitation minérale et d'urbanisation réduiront progressivement l'habitat propre à la faune, notamment aux nombreux mammifères qui occupent de vastes aires de répartition. L'Alaska National Interests Lands and Conservation Act leur a conféré un statut de parcs ou de monuments, assurant ainsi une protection aux loups sur environ 6 % du territoire global de l'État. Sept des régions couvertes par le National Park Service et jouissant d'une protection légale complète dépassent 6900 km^2 chacune et la plupart des unités de ce groupe dépassent 13 000 km^2. Ces régions sont bien réparties dans l'ensemble de l'État, sauf dans l'enclave sud-est. De plus, cette loi donne à encore 5 % du territoire un statut de «réserve»; même si la chasse y sera permise, le contrôle du nombre des loups y est peu probable. Les nouveaux refuges et les monuments nationaux du Forest Service du sud-est de l'Alaska ont probablement un statut similaire. Il sera difficile de définir ou de cartographier la situation des loups sur des terres particulières, jusqu'à la promulgation des règlements prévus en vertu de la législation d(2).

Les demandes exercées sur les populations fauniques augmenteront énormément, puisque la population rurale humaine continue de grandir, que le système routier continue de s'étendre et que l'approvisionnement national en nourriture devient de plus en plus coûteux ou rare pour des raisons analogues à celles énoncées ci-dessus. La consommation des ressources fauniques continuera d'avoir une forte priorité en Alaska sur les terres où il n'existe pas de gestion intensive des utilisations primaires incompatibles avec la production de ressources fauniques. De fortes pressions seront sûrement exercées en vue de permettre le contrôle des populations de loups dans les régions où l'homme tente d'obtenir le plus haut rendement possible de la viande sauvage.

Nous prévoyons que les écologistes et même le public accepteront davantage le rôle que jouent les prédateurs dans la baisse des populations des espèces proies et dans le prolongement de la récupération de ces baisses causées par la prédation et d'autres facteurs. Le degré d'efficacité de la prédation des ours sera mieux compris dans certaines situations; toutefois, il semble que la modification du degré de pression exercé par la chasse sur les ours pourrait servir de substitut aux «mesures de contrôle» dans ce cas. Le contrôle continuera de devenir de plus en plus une mesure normale

pour l'ADF&G, mais sera effectué selon des objectifs et des critères bien établis. L'organisme, travaillant de concert avec le public, a déjà franchi de nombreuses étapes dans l'élaboration de plans détaillés de gestion des niveaux de population. Il faudra effectuer d'autres études pour comprendre suffisamment les interactions prédateur-proie et les stratégies de lutte les plus efficaces.

Bien que certains puissent penser que la gestion des loups en Alaska soit revenue à son point de départ, la deuxième manche se déroulera dans des conditions très différentes et selon des règles beaucoup plus strictes. La politique de l'ADF&G continuera probablement d'interdire l'utilisation des poisons, sauf dans des cas extrêmes; la chasse aérienne, que certains trouvent inéquitable, est l'une des méthodes cibles de lutte particulières possibles; la réduction des populations de loups sera ordonnée dans des régions particulièrement bien déterminées. Nous espérons que l'avenir verra nos connaissances écologiques fondamentales augmenter énormément, que la communication entre les différents segments de la société sera beaucoup plus efficace et que l'entente régnera.

(Photo: Tom Hall)

Dynamique des populations de loups

Lloyd B. Keith

1. Résumé

Le présent exposé traite en premier lieu des taux d'accroissement des populations de loups en Amérique du Nord. Ces taux ainsi que les indices de recrutement (% de petits) et les tendances numériques enregistrées sont ensuite comparés aux densités de loups et d'ongulés et aux rythmes d'exploitation par l'homme. L'analyse montre que les taux d'accroissement des populations de loups dépendent en premier lieu de la biomasse (disponible par sujet) des ongulés qui leur servent de nourriture, et que la densité de loups dans des populations stationnaires est ajustée de ce fait à la biomasse totale des ongulés. L'exploitation par l'homme des populations de loups agit probablement sur les taux d'accroissement en réduisant les densités et en augmentant ainsi la quantité de nourriture disponible par sujet. Des augmentations compensatoires au niveau de la reproduction ou de la survie des rejetons permettent une récolte soutenue évaluée à environ 30 % des populations d'automne. D'après les caractéristiques des réponses fonctionnelles et numériques des loups, il existerait une prédation d'ongulés, très dépendante de la densité, mais avec des décalages qui induiraient des fluctuations périodiques.

2. Introduction

Les recherches pratiques entreprises à la fin des années 1950 ont permis d'obtenir la première véritable évaluation quantitative des populations de loups et de leur dynamique (Mech, 1966; Rausch, 1967; Pimlott *et al.*, 1969). Par la suite, les données se sont accumulées rapidement, et aujourd'hui nous en connaissons probablement plus sur le loup que sur n'importe quel autre mammifère prédateur. Sous certains rapports, cependant, la synthèse et l'évaluation des données, en particulier celles qui portent sur les renseignements démographiques, ne sont pas à jour, et cet exposé vise à corriger la situation.

Les études sur la dynamique des populations visent principalement à comprendre comment les taux d'accroissement sont établis et de cette façon comment le nombre d'individus est contrôlé au cours des années. Nous étudions donc dans le présent article les taux d'accroissement des loups et leurs tendances démographiques, et nous comparons ces paramètres aux densités de ces populations, à leurs ressources alimentaires et à leur exploitation par l'homme. Nous discutons ensuite de certaines répercussions de notre analyse sur la gestion.

3. Définitions et sources de données

L'expression «taux d'accroissement» désigne ici la vitesse à laquelle le *nombre* d'individus d'une population se modifie chaque année; ce taux ne se rapporte pas au pourcentage de petits ou de jeunes âgés de 1 an dans la population à un moment donné et il n'a pas été calculé à partir de ces valeurs. Les taux d'accroissement fini (λ) et exponentiel (r) sont indiqués, le premier désignant le coefficient d'accroissement annuel (dans une population qui double, $\lambda = 2$) et l'autre étant son logarithme naturel ($r = \ln \lambda$). Les notations du taux d'accroissement exponentiel ($\bar{r}$, r_s, r_m et r_p) et les définitions sont conformes à celles de Caughley (1977, p. 109). Les taux d'accroissement moyens ont été calculés à partir des estimations annuelles (N_t) de la population en effectuant une régression du $\ln N_t$ en fonction du temps exprimé en années (t); la pente de la ligne de régression était donc $\bar{r}$, et son antilog $\bar{\lambda}$.

Nous avons essayé, en étudiant la documentation, de faire la distinction entre les données ayant un fondement quantitatif et celles découlant d'évaluations subjectives et intuitives. La différence était souvent mince à ce niveau, cependant, et nous avons pu certainement faire erreur. Par exemple, plusieurs des premières évaluations de la densité des loups effectuées par Clarke (1940), Murie (1944), Cowan (1947) et Rowan (1950) ont été exclues de l'analyse, mais il est possible qu'elles aient été aussi précises que les autres évaluations effectuées plus tard et s'appuyant sur des observations aériennes ou sur le chiffre des captures.

Le lecteur remarquera peut-être que nous n'avons pas utilisé les estimations de la population de loups faites par Rausch (1969) pour le centre-sud de l'Alaska pour calculer le taux d'accroissement. Ces estimations ont été mises en doute et considérablement révisées par Van Ballenberghe (1981), qui a affirmé que les chiffres avancés par Rausch étaient probablement «des approximations prudentes de la taille réelle de la population». Il a conclu également que la chasse illégale avait gêné le renouvellement de cette population de loups soi-disant protégée. En outre, personne ne peut être sûr maintenant en quelle année l'accroissement de la population a cessé.

De nombreux chercheurs nous ont laissé puiser à profusion dans leurs données et nous les en remercions. Les sources de données sont pleinement reconnues, mais toute erreur d'interprétation qui aurait pu se glisser ne peut être imputable qu'à nous-mêmes.

4. Taux d'accroissement

Les taux exponentiels moyens d'accroissement relevés dans sept populations de loups étaient compris entre 0,144 et 0,380 chaque année, la moyenne s'établissant en général à 0,255 (tableau 1). Les animaux de trois de ces populations ont été chassés ou pris au piège, mais leur taux d'accroissement était comparable aux quatre populations qui n'avaient pas été traquées. Le taux d'accroissement enregistré dans le cas de l'Isle Royale pendant les années 1952 à 1959 ($\bar{r} = 0{,}326$, $\bar{\lambda} = 1{,}39$) est sans doute proche du taux maximum ou intrinsèque (r_m) pour les loups, étant donné que cette population a été constituée par quelques individus disposant d'une nourriture abondante.

Une deuxième évaluation de r_m a été faite en calculant un taux d'accroissement survie-fécondité (r_s) à partir des taux de reproduction et de survie les plus élevés enregistrés chez les loups à l'état sauvage. La valeur résultante de r_m était d'environ 0,282 (tableau 2, ligne 1). Parce qu'on ne peut pas déterminer la précision et la justesse des données utilisées pour ces estimations du taux d'accroissement maximal, leur moyenne de 0,304 constitue vraisemblablement notre meilleure estimation de r_m ($\lambda_m = 1{,}36$) pour les populations de loups à l'état sauvage. Cette évaluation se compare à un taux exponentiel théorique de 0,833 ($\lambda = 2{,}30$), compte tenu des paramètres suivants : reproduction maximale (Rausch, 1967), une composition par âge stable et aucune mortalité. Évidemment, les taux de survie diminuent beaucoup même dans les milieux les plus favorables.

Tableau 1
Taux d'accroissement observés dans les populations de loups

Emplacement et étendue de la région d'étude	Nb. d'années d'accroissement	Taux annuels moyens d'accroissement, calculés à partir d'estimations successives des populations		
		Exponentiels (r)	Finis (λ)	Sources de données*
Alberta (District de la rivière de la Paix)	2 (1976–1978)	0,380	1,46	(1)
Michigan (Isle Royale : 544 km²)	7 (1952–1959)	0,326	1,39	(2)
Alaska (Passe Anaktuvak : 9300 km²)	2 (1971–1973)	0,290	1,34	(3)
Minnesota (Beltrami Island State Forest : 2700 km²)	2 (1974–1976)	0,272	1,31	(4)
Alberta (Fort McMurray : 2800 km²)	2 (1975–1977)	0,191	1,21	(5)
Ontario (Parc Algonquin : 1700 km²)	6 (1965–1971)	0,182	1,20	(6)
Michigan (Isle Royale : 544 km²)	7 (1969–1976)	0,144	1,15	(7)
Moyennes		0,255	1,29	

*(1) Bjorge, R.R. Division des pêches et de la faune de l'Alberta, rapport inédit.
(2) Mech, 1970.
(3) Stephenson et Sexton, 1974, Wolf rep., Alaska Fed. Aid Wildl. Res. Prog. Rep. Project W-17-8.
(4) Fritts et Mech, 1981.
(5) Fuller et Keith, 1980.
(6) Theberge et Strickland, 1978 : il s'agit probablement d'une estimation minimale, car elle suppose que la taille des bandes ne s'est pas modifiée avec l'accroissement de la population.
(7) Peterson, 1977.

5. Effets des ressources alimentaires et des densités de loups sur le taux d'accroissement

La très grande dépendance des populations de loups à l'égard d'une ou de plusieurs espèces d'ongulés en hiver, et d'une forte dépendance continue en été, est bien étayée (Pimlott, 1967*b*; Mech, 1970; Peterson, 1977; Fuller et Keith, 1980, et beaucoup d'autres). Afin de vérifier si une telle dépendance se traduisait dans les taux d'accroissement relevés (tableau 1), ceux-ci ont été comparés aux populations d'ongulés existantes. Parce que trois espèces d'ongulés très différentes de taille étaient en cause, la densité d'ongulés a d'abord été convertie en biomasse relative en multipliant le nombre d'individus par 100 km² par des coefficients de 6, de 2 et de 1 pour l'orignal, le caribou et le cerf respectivement. Les taux d'accroissement relevés n'avaient aucun rapport avec cet indice de biomasse des ongulés (tableau 3, colonnes 3 et 7).

Les interactions sociales chez les loups, s'intensifiant avec la densité, seraient censées réduire ou empêcher l'accroissement de la population (Murie, 1944; Pimlott *et al.*, 1969; Mech, 1970; Peterson, 1977; Carbyn, 1981). Il existait, dans l'ensemble, une faible corrélation entre les taux d'accroissement et la densité, mais ceux-ci étaient plus bas dans les deux populations ayant la plus forte densité (tableau 3, colonnes 4 et 7). En outre, le taux d'accroissement beaucoup plus bas sur l'Isle Royale pendant la deuxième période de croissance de la population de loups (1969 à 1976) a été relevé lorsque les densités étaient en moyenne 2,5 fois supérieures à celles de la première période (1952 à 1959); le nombre d'orignaux était semblable dans chacune des périodes.

Nous avons ensuite étudié les effets conjugués des densités d'ongulés et de loups. La comparaison des taux d'accroissement avec la biomasse d'ongulés *par loup* (figure 1) a permis d'établir une corrélation hautement significative ($r = 0,87$, $P = 0,01$).

Si, comme cela semble l'indiquer, la biomasse d'ongulés et la densité de loups interagissent pour influer sur les taux d'accroissement, on pourrait alors s'attendre aussi à une corrélation entre la biomasse d'ongulés par loup et les indices de recrutement [ou du taux d'accroissement potentiel (r_p)] au sein des populations de loups en général. Des études sur le terrain ont montré qu'un bon indice de recrutement annuel est le pourcentage de petits calculé en automne ou en hiver (Peterson, 1977; Fritts et Mech, 1981), et cette observation est corroborée par le pourcentage de petits calculé dans 4 populations de loups d'âge stable ayant des taux d'accroissement finis compris entre 1,00 et 1,33 (tableau 3). Le pourcentage de rejetons traduit à la fois la reproduction et la survie des petits au cours de l'été par rapport à celui des adultes.

Il y avait 8 populations de loups exploitées pour lesquelles nous avons pu calculer le rapport ongulés-loups et le pourcentage de petits (tableau 4). Ces populations avaient une densité avec un écart de variation 50 fois plus grand ou plus petit et les ongulés qui leur servaient de proies, une biomasse avec un écart de variation 8 fois plus grand ou plus petit. Certaines des populations de loups étaient stationnaires, d'autres étaient en voie d'accroissement ou de diminution. La corrélation entre le pourcentage de petits et la biomasse d'ongulés par loup (figure 2) était hautement significative ($r = 0,88$, $P<0,01$), et de cette manière montrait encore une fois l'existence d'un effet conjugué des ressources alimentaires et de la densité sur les taux d'accroissement.

6. Effets de l'exploitation par l'homme sur la composition par âge et la tendance démographique

Apparemment, c'est Fuller (SCF, 1954, rapport inédit) qui le premier a émis l'idée que

Dans la forêt boréale, le caribou constitue une proie importante pour le loup (photo : R. Boonstra)

Tableau 2
Taux d'accroissement et pourcentage de louveteaux dans les populations d'âge stable, entraînés par les taux observés de survie et de reproduction par âge des loups

Population*	Taux annuels de survie			Reproduction annuelle			Rapports d'âge et taux de survie-fécondité, calculés après obtention d'une répartition par âge stable		
	Première année (louveteau)	Deuxième année (jeune d'un an)	Années ultérieures (adulte)	Jeunes d'un an et adultes gravides (%)	Taille de la portée		Louveteaux au milieu de l'hiver (%)	Taux exponentiel d'accroissement (r_s) annuel	Taux fini d'accroissement (λ_s) annuel
					Jeune d'un an	Adulte			
A	0,48	0,63	0,78	90	5,4	6,5	55	0,282	1,33
B	0,34	0,63	0,78	90	5,4	6,5	50	0,223	1,25
C	0,34	0,63	0,78	60	5,0	5,0	38	0,071	1,07
D	0,34	0,65	0,65	60	5,0	5,0	39	0,007	1,00

*La population A combine la survie élevée des louveteaux dans les populations exploitées avec la survie élevée des jeunes d'un an et des adultes dans les populations non exploitées. Les calculs de survie sont tirés de Mech (1970, tableau 6). Les données sur la reproduction proviennent de populations exploitées en Alaska (Rausch, 1967). Les taux d'accroissement obtenus se rapprochent probablement des valeurs maximales possibles pour les populations de loups dans la nature quand les conditions sont favorables.
La population B combine la survie inférieure des louveteaux dans les populations non exploitées (Mech, 1970, tableau 6) avec les mêmes valeurs de survie et de reproduction des jeunes d'un an et des adultes que celles de la population A.
La population C combine la reproduction inférieure des populations non exploitées en Ontario (Pimlott *et al.*, 1969) avec les taux de survie des populations non exploitées, utilisés pour la population B.
La population D combine les taux de survie des jeunes d'un an et des adultes, mesurés par radio-télémétrie, dans une population non exploitée du Minnesota (Mech, 1977*a*, tableau 9), avec la survie des louveteaux et la reproduction dans une population non exploitée en Ontario (Mech, 1970, tableau 6; Pimlott *et al.*, 1969). Le taux annuel de survie (jeunes d'un an et adultes) de 0,65 représente la moyenne pour les trois années (1970, 1973, 1974) quand la population était à son point le plus stationnaire.

les rapports petits-adultes sont plus faibles dans des populations de loups à forte densité qui ne sont pas exploitées par l'homme que dans les populations à faible densité exploitées par celui-ci. Pimlott *et al.* (1969) ont résumé les données sur le rapport selon l'âge disponibles pour 1967 et ont conclu que :

> «Des pourcentages [de petits] de 15 à 30 sont le reflet de populations saturées stables; de 40 à 50, de populations qui sont de modérément à fortement exploitées par l'homme.».

Mech (1970, p. 59 à 62) a également fait remarquer l'augmentation évidente du pourcentage de petits dans des populations exploitées, mais il n'a pas essayé d'associer cette augmentation à une densité élevée ou à une saturation.

À notre connaissance, le pourcentage de petits dans des populations stationnaires inexploitées n'a été enregistré qu'à trois occasions (tableau 5). Dans deux cas, les petits représentaient moins de 20 %, pourcentage bien inférieur aux 30 à 73 % enregistrés dans des populations exploitées (tableau 6). La troisième population, qui n'était pas exploitée, comptait 31 % de petits. Les densités oscillaient grandement entre environ 1 loup par 375 km^2 (13 % de petits) et 1 par 26 km^2 (31 % de petits).

La forte corrélation entre les réserves alimentaires par animal et le pourcentage de petits dans des populations exploitées (figure 2) a incité les chercheurs à effectuer une étude analogue des deux populations non exploitées pour lesquelles les réserves alimentaires pouvaient être évaluées. Dans le cas de la population stationnaire de loups du parc Algonquin, le fait de ne plus être une population exposée à la chasse s'est accompagné évidemment de peu de changements, à supposer même qu'il y en

Tableau 3
Taux d'accroissement observés dans les populations de loups comparativement aux densités de loups et d'ongulés

Lieu	Densités d'ongulés en hiver*		Densités de loups en hiver*	Nb. d'ongulés par loup en hiver*		Taux moyen annuel fini d'accroissement ($\bar{\lambda}$) dans les populations de loups‡	Sources de données sur les ongulés§
	Nb. moyen par 100 km²	Indice de biomasse moyenne†	Nb. moyen par 1000 km²	Nb. moyen	Indice de biomasse moyenne†		
Alberta (District de la rivière de la Paix)	130 orignaux	780	11,0	118 orignaux	708	1,46	(1)
Michigan (Isle Royale)	147 orignaux	882	19,9	74 orignaux	444	1,39	(2)
Alaska (Passe Anaktuvak)	72 orignaux	432	6,0	120 orignaux	720	1,34	(3)
Minnesota (Beltrami Island State Forest)	500 cerfs 30 orignaux	680	16,8	298 cerfs 18 orignaux	406	1,31	(4)
Alberta (Fort McMurray)	18 orignaux	108	5,5	33 orignaux	198	1,21	(5)
Ontario (Parc Algonquin)	300 cerfs 17 orignaux	432	24,2	136 cerfs 7 orignaux	178	1,20	(6)
Michigan (Isle Royale)	162 orignaux	972	50,2	32 orignaux	192	1,15	(7)

*D'après la moyenne de l'effectif présent annuellement pendant les années d'accroissement des populations de loups.
†Les orignaux, les caribous et les cerfs ont reçu des valeurs de biomasse relative de 6, 2 et 1 respectivement, d'après le poids moyen des adultes en hiver.
‡Voir le tableau 1 pour les sources de données sur les loups et les années d'accroissement des populations.
§(1) Bjorge, R.R. 1979, Division des pêches et de la faune de l'Alberta, rapport inédit.
(2) Krefting, 1951; Mech, 1966; Peterson, 1977.
(3) Stephenson et Sexton, 1974, Wolf rep., Alaska Fed. Aid Wildl. Res. Prog. Rep. Project W-17-8.
(4) Fritts et Mech, 1981.
(5) Fuller et Keith, 1980.
(6) Pimlott *et al.*, 1969; Theberge et Strickland, 1978.
(7) Peterson, 1977.

ait eu, dans l'indice de la biomasse d'ongulés relativement faible (174 par loup); on n'a pas relevé non plus de modification importante dans le pourcentage de petits (35 % par rapport à 31 %). La population non exposée à la chasse près du Grand lac des Esclaves, qui ne comptait que 13 % de petits, avait aussi un faible indice de biomasse d'ongulés par individu (188).

Van Ballenberghe *et al.* (1975) ont conclu que, de la naissance jusqu'à 7 mois, la survie des louveteaux était analogue dans une population inexploitée et dans deux populations exploitées. Ils ont prétendu que le taux de natalité plus élevé était la principale raison démographique du pourcentage plus élevé de petits dans les populations exposées aux chasseurs, mais ils n'ont pas émis d'hypothèse pour expliquer cet état de choses. Une explication serait que la chasse perturbe l'organisation sociale des bandes, modifiant de cette façon le comportement social qui autrement limiterait le recrutement. Autre explication : la chasse peut simplement diminuer la densité des loups, augmentant ainsi les réserves alimentaires par sujet. Dans chaque cas, le taux de natalité et la survie des petits peuvent être modifiés. Selon un autre chercheur (R.O. Peterson, communication personnelle), la chasse réduit la taille de la bande et augmente de cette façon le pourcentage de petits, parce qu'il n'y a qu'une portée par bande, et que la taille de la portée *en soi* ne change pas. De plus, Peterson a laissé entendre que la densité des populations de loups est maintenue à ce moment-là grâce à la formation de petites bandes supplémentaires. Le modèle de la réaction des loups à la chasse proposé par Peterson intègre donc des éléments de la structure sociale changeante (des bandes plus petites comptent moins de femelles non reproductrices) et l'ajustement aux réserves alimentaires (des bandes plus petites signifient un plus grand nombre de bandes).

D'après une comparaison des taux de capture enregistrés avec les tendances numériques résultantes dans 13 populations de loups (tableau 7), il y aurait des baisses lorsque les récoltes au cours de l'hiver dépassent de 38 % environ les densités relevées à l'automne. Des

Tableau 4
Relation entre les paramètres des populations de loups et l'abondance relative des ongulés dans les populations exploitées

Lieu	Nb. d'hivers	Nb. d'ongulés par loup en hiver		Populations de loups en automne ou en hiver			Sources de données†
		Nb. d'ongulés	Indice de biomasse*	Louveteaux (%)	Tendance actuelle des populations	Densité (par 1000 km²)	
Alaska (Intérieur : GMU 20A)	1 (1975–1976)	16 orignaux	96	30	Stationnaire	13,2	(1)
Ontario (Parc Algonquin)	2 (1957–1959)	150 cerfs 4 orignaux	174	35	Stationnaire	38,5	(2)
Minnesota (Nord-est)	3 (1969–1972)	122 cerfs 17 orignaux	224	40	Stationnaire	41,7	(3)
Alaska (Centre-sud : GMU 13)	1 (1975–1976)	47 orignaux 23 caribous	328	43	Stationnaire	6,5	(4)
Alberta (District de la rivière de la Paix)	1(1977–1978)	88 orignaux	528	43	Croissante	14,7	(5)
Centre-nord du Canada (Territoire du caribou de la toundra)	1(1957–1958)	151 caribous	302	46	Décroissante	1,7	(6)
Alaska (Passe Anaktuvak)	2 (1971–1973)	121 orignaux	726	64	Croissante	6,0	(7)
Centre-nord du Canada (Territoire du caribou de la toundra)	1 (1960–1961)	306 caribous	612	73	Décroissante	0,8	(6)

*Les orignaux, les caribous et les cerfs ont reçu des valeurs de biomasse relative de 6, 2 et 1 respectivement, d'après le poids moyen des adultes en hiver. Les valeurs de biomasse des ongulés sont le produit des valeurs de biomasse relative multipliées par le nombre d'ongulés par loup.

†(1) Stephenson, 1978, Alaska Fed. Aid Wildl. Res. Prog. Rep. Project W-17-3. Haggstrom et Buchholtz, 1978, Alaska Fed. Aid Res. Prog. Rep. Project W-17-9.

(2) Pimlott *et al.*, 1969.

(3) Van Ballenberghe *et al.*, 1975; Mech et Karns, 1977.

(4) Stephenson et Van Ballenberghe, 1978, Alaska Fed. Aid Wildl. Res. Prog. Rep. Project W-17-8; densité des orignaux évaluée d'après la proportion de mâles tués (1965–1971/1972–1976)(Eide, 1980, Alaska Fed. Aid Wildl. Res. Prog. Rep. Project W-17-11), et densité évaluée d'un orignal par 1,88 km² en 1965 (Rausch, 1969); densité des caribous prise comme moyenne pour les années 1972, 1973 et 1976 comme l'indique Eid, 1978, Alaska Fed. Aid Wildl. Res. Prog. Rep. Project W-17-9.

(5) Bjorge, R.R.; Myers, J.; Gunson, J.R. 1979, Division des pêches et de la faune de l'Alberta, rapport inédit.

(6) Kelsall, 1968; pour les calculs des densités de loups, voir le renvoi (8), tableau 7; densités de caribous tirées de Parker (1971).

(7) Stephenson et Sexton, 1974, Alaska Fed. Aid Wildl. Res. Prog. Rep. Project W-17-8.

Figure 1
Relation entre les taux finis annuels d'accroissement dans sept populations de loups et la biomasse par tête des ongulés présents (données tirées du tableau 3).

Figure 2
Relation entre le pourcentage de louveteaux dans huit populations exploitées de loups au cours de l'automne ou de l'hiver et la biomasse par tête des ongulés présents (données tirées du tableau 4)

Figure 1

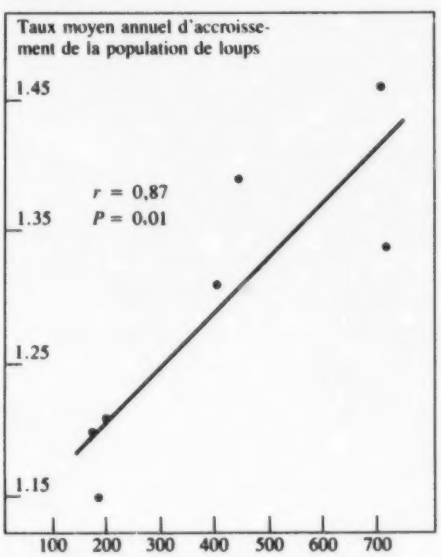


Figure 2

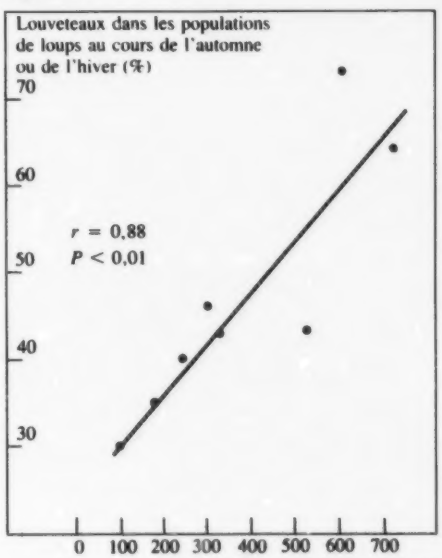


Tableau 5
Pourcentage de louveteaux dans les populations de loups en automne et en hiver

Lieu	Nb. d'hivers	Louveteaux dans les populations d'automne ou d'hiver (taille des échantillons) (%)	Tendance actuelle des populations	Sources de données*
Centre-nord du Canada (Nord-est du Grand lac des Esclaves)	1 (1955–1956)	13 (136–381)	Stationnaire	(1)
(Parc national de Wood Buffalo)	1 (1951–1952)	19 (58)	Stationnaire	(2)
Ontario (Parc Algonquin)	2 (1964–1966)	31 (106)	Stationnaire	(3)

*(1) Kelsall, 1968.
(2) Fuller et Novakowski, 1955.
(3) Pimlott *et al.*, 1969.

augmentations compensatoires au niveau de la reproduction ou de la survie peuvent apparemment contrebalancer des taux d'exploitation plus faibles. Bien que le pourcentage de petits dans des populations exposées aux chasseurs soit directement lié aux réserves alimentaires (figure 2), il nous donne peu d'indications quant à la tendance démographique (tableaux 4 et 6). On observe chez des populations stationnaires exploitées une tendance à avoir moins de petits (30 à 43 %), mais ceux-ci peuvent comprendre de 43 à 73 % d'autres populations qui augmentent ou diminuent avec la chasse. Il s'agit peut-être d'une autre façon de montrer que les réserves alimentaires par individu régissent le recrutement et donc le pourcentage de rejetons parce que : premièrement, les populations de loups qui augmentent lorsqu'elles sont chassées ont une densité clairement inférieure aux taux à partir desquels la pénurie d'aliments limite le recrutement, alors que ce n'est peut-être pas le cas pour des populations stationnaires exploitées; deuxièmement, des populations qui diminuent lorsqu'elles sont chassées disposent par la suite de réserves alimentaires accrues par individu, mais leur taux d'exploitation est beaucoup trop élevé pour être entièrement compensé. Cette interprétation est conforme aux renseignements disponibles sur le pourcentage de petits, les tendances démographiques et les réserves alimentaires par individu (tableaux 4 et 6).

7. Calcul des densités de loups

Après avoir étudié le taux d'accroissement des populations de loups, leurs tendances numériques en général par rapport aux ressources alimentaires, aux densités et aux taux d'exploitation, nous considérons maintenant le cas spécial des populations stationnaires où F est égal à 0 ou près de 0. Ces populations devraient nous permettre de comprendre ce qui finalement détermine la densité des loups dans la nature. Des estimations de la densité selon le temps de populations mobiles comportaient des écarts 19 fois plus grands ou plus petits (tableaux 3 et 4), et bien qu'elles soient utiles de plusieurs façons du point de vue analytique, elles nous en apprennent peu sur les éléments qui fixent les

limites supérieures de la croissance des populations.

Les densités de loups dans 7 populations stationnaires étaient comprises entre 2,7 et 41,7 par 1000 km^2 (de 375 à 24 km^2 par loup) et n'étaient pas liées aux taux d'exploitation (tableau 8). Il existait, toutefois, une corrélation hautement significative ($r = 0{,}94$, $P < 0{,}01$) entre la densité de loups et la biomasse totale des ongulés (tableau 8 et figure 3). En outre, les indices de biomasse des ongulés par sujet pour ces populations stationnaires étaient uniformément bas (96 à 328), et leur moyenne de 206 était proche de la moyenne de 189 indiquée précédemment pour 3 populations en voie d'accroissement (tableau 3) dont le taux d'accroissement relevé était très faible. L'indice de biomasse par sujet était inférieur évidemment à 80 dans le cas d'une population de loups mal nourris et en déclin dans le nord-est du Minnesota (Mech, 1977*a*; Mech et Karns, 1977).

L'analyse ci-dessus, jumelée à celle des sections antérieures, laisse fortement à entendre que les densités de loups ont tendance à s'ajuster aux ressources alimentaires disponibles : les taux d'accroissement diminuent jusqu'à 0 lorsque les réserves alimentaires par sujet diminuent soit avec le nombre croissant de loups ou avec le nombre décroissant d'ongulés. Lorsque les hommes n'abattent pas trop de loups (38 % du nombre relevé à l'automne ou plus vraisemblablement ≤30 %, comme il en sera question plus tard), la grande variation des taux d'accroissement et de densité de loups s'explique par la disponibilité des ressources alimentaires, et d'autres facteurs jouent apparemment un rôle relativement secondaire. Nous estimons par conséquent que Van Ballenberghe *et al.* (1975) voyaient juste lorsqu'ils concluaient :

> «Malgré l'existence documentée de mécanismes élaborés conçus pour réduire la productivité de populations nombreuses de loups, nous croyons que, d'après les preuves dont nous disposons, des milieux riches en vivres abaissent le seuil de tels mécanismes et constituent le facteur fondamental qui explique l'existence de populations nombreuses de loups.»

Tableau 6
Pourcentage de louveteaux dans les populations exploitées de loups en automne et en hiver

Lieu	Nb. d'hivers	Louveteaux dans les populations d'automne ou d'hiver (taille des échantillons) (%)	Tendance actuelle des populations	Sources de données*
Alaska (Intérieur : GMU 20A)	1 (1975–1976)	30 (131)	Stationnaire	(1)
Ontario (Parc Algonquin)	2 (1957–1959)	35 (48)	Stationnaire	(2)
Minnesota (Nord-est)	3 (1969–1972)	40 (121)	Stationnaire	(3)
Alaska (Centre-sud : GMU 13)	1 (1975–1976)	43 (77)	Stationnaire	(4)
Alberta (District de la rivière de la Paix)	1 (1977–1978)	43 (54)	Croissante	(5)
Alaska (Intérieur)	7 (1959–1966)	43 (2541)	Croissante	(6)
(Centre-sud : GMU 11, 12, et 13)	1 (1967–1968)	45 (60)	Décroissante	(7)
Centre-nord du Canada (Nord-est du Grand lac des Esclaves)	1 (1957–1958)	46 (381)	Décroissante	(8)
Alaska (Arctique)	7 (1959–1966)	48 (1196)	Décroissante ou stationnaire	(6)
(Centre-sud)	2 (1964–1966)	60 (251)	Croissante	(6,7)
(Passe Anaktuvak)	2 (1971–1973)	64 (84)	Croissante	(9)
Centre-nord du Canada (Nord-est du Grand lac des Esclaves)	1 (1960–1961)	73 (136)	Décroissante	(8)

*(1) Stephenson, 1978, Alaska Fed. Aid Wildl. Res. Prog. Rep. Project W-17-3.
(2) Pimlott *et al.*, 1969.
(3) Van Ballenberghe *et al.*, 1975.
(4) Stephenson et Van Ballenberghe, 1978, Alaska Fed. Aid Wildl. Res. Prog. Rep. Project W-17-8.
(5) Bjorge, R.R.; Myers, S.; Gunson, J.R. 1979, Division des pêches et de la faune de l'Alberta, rapport inédit.
(6) Rausch, 1967.
(7) Rausch, 1969.
(8) Kelsall, 1968.
(9) Stephenson et Sexton, 1974, Alaska Fed. Aid Wildl. Res. Prog. Rep. Project W-17-8.

8. Résumé sur la dynamique des populations de loups

Les conclusions tirées antérieurement de ce document et les informations étudiées précédemment par d'autres constituent le fondement de l'exposé suivant sur la dynamique des populations de loups. L'exposé vise à indiquer le plus brièvement possible les interactions clés qui limitent les populations de loups — un facteur déterminant étant celui qui influe sur les taux d'accroissement par des répercussions sur les taux de natalité, de mortalité ou de déplacement (Keith, 1974). De telles influences

Tableau 7
Rapport entre le taux d'exploitation humaine des populations de loups en Amérique du Nord et la tendance résultante de ces populations

Lieu	Nb. d'hivers	Animaux tués par l'homme au cours de l'hiver (%)	Tendance résultante de la population	Sources de données*
Alberta (Fort McMurray)	1 (1975–1976)	10	Croissante	(1)
Minnesota (Nord-est)	1 (1970–1971)	20	Stationnaire	(2)
Alaska (Intérieur : GMU 20A)	1 (1973–1974)	21	Stationnaire	(3)
Ontario (Parc Algonquin)	2 (1957–1959)	27	Stationnaire	(4)
Alaska (Centre-sud : GMU 13)	1 (1975–1976)	29	Stationnaire	(5)
(Intérieur : GMU 20A)	1 (1974–1975)	38	Stationnaire	(6)
Alaska (Centre-sud : GMU 13)	2 (1976–1978)	38	Décroissante	(7)
Centre-nord du Canada (Territoire du caribou de la toundra)	1 (1954–1955)	41	Stationnaire?	(8)
	1 (1955–1956)	58	Décroissante	(8)
	1 (1960–1961)	59	Décroissante	(8)
Alaska (Intérieur : GMU 20A)	1 (1975–1976)	61	Décroissante	(6)
(Centre-sud : région d'étude de la rivière Sustina)	3 (1975–1978)	64	Décroissante	(7)
Centre-nord du Canada (Parc national de Wood Buffalo)	2 (1952–1954)	70	Décroissante	(9)

*(1) Fuller et Keith, 1980.
(2) Van Ballenberghe *et al.*, 1975.
(3) Stephenson, 1978, Alaska Fed. Aid Wildl. Res. Prog. Rep. Project W-17-3.
(4) Pimlott *et al.*, 1969.
(5) Stephenson et Van Ballenberghe, 1978, Alaska Fed. Aid Wildl. Res. Prog. Rep. Project W-17-8.
(6) Haggstrom et Buchholtz, 1978, Alaska Fed. Aid Wildl. Res. Prog. Rep. Project W-17-9; Stephenson, 1978 (*op. cit.*).
(7) Ballard et Spraker, 1979, Alaska Fed. Aid Wildl. Res. Prog. Rep. Projects W-17-9 et W-17-10.
(8) Calculé à partir d'une densité moyenne de un loup par 375 km^2 dans les milieux arctiques [Clark, 1971, 311 km^2; Parker, 1972, 513 km^2; Weeden, 1976, 286 km^2; Stephenson et Van Ballenberghe, 1978 (*op. cit.*), 389 km^2], la récolte annuelle de loups indiquée par Kelsall (1968, figure 14) sur 1 554 000 km^2, et une décroissance annuelle de 21 %, avec des efforts intenses de contrôle, de 1955–1956 à 1961–1962 (selon la diminution de la récolte totale).
(9) Fuller, 1954, rapport inédit, dossiers du SCF.

(régulatrices) peuvent dépendre ou non de la densité.

Trois facteurs regissent la dynamique des populations de loups — la densité des loups, la densité des ongulés et leur vulnérabilité, et l'exploitation par l'homme (figure 4); les relations qui unissent ces facteurs sont la prédation par les loups, le comportement social, ainsi que les réactions sur les plans fonctionnel et numérique.

Dans une étude récente, Packard et Mech (1980) ont souligné que de nombreuses contraintes de comportement à l'accroissement de la population dépendaient selon toute apparence de la quantité de vivres disponibles :

> «... le comportement social semble souvent être la cause immédiate d'un changement numérique, lequel est finalement régi par les ressources alimentaires.»

Ces chercheurs ont décrit comment divers facteurs sociaux ont réduit la fréquence des changements numériques, provoqué des délais au niveau des réponses numériques aux quantités variables de vivres et modifié l'état nutritionnel de certaines cohortes. D'après l'étude de Packard et Mech (1980), il est clair que les densités de loups et d'ongulés influent énormément sur le comportement social; mais, selon nous, on n'a pas prouvé, même si on le soupçonne (Woolpy, 1968), l'existence d'effets importants et directs de la chasse sur le comportement social.

Les réactions fonctionelles (alimentaires) des prédateurs aux modifications dans la densité des proies sont des facteurs importants qui déterminent les réponses numériques et de ce fait la densité des prédateurs. Ces réponses fonctionnelles peuvent être une conséquence directe de la vulnérabilité fluctuante des proies, et supposent des modifications tant dans la vulnérabilité des proies que dans le taux d'utilisation des victimes (Stenlund, 1955; Pimlott *et al.*, 1969; Mech *et al.*, 1971; Peterson, 1977). Par ailleurs, des réactions fonctionnelles peuvent être obtenues par un comportement social qui agit sur : 1) la vulnérabilité des proies dans des zones tampons entre les territoires des

Figure 3
Relation entre les densités de loups dans sept populations stationnaires et la biomasse totale des ongulés présents (données tirées du tableau 8)

Figure 4
Modèle conceptuel de la dynamique de la population de loups

bandes, et 2) sur le degré d'activité des loups et donc sur leurs besoins totaux en aliments (Packard et Mech, 1980). Bien que les réponses fonctionnelles aient un effet important sur les réponses numériques (démographiques), ces dernières sont également modifiées par les répercussions directes du comportement social sur la reproduction, la survie et la dispersion (Packard et Mech, 1980) et par le taux d'exploitation humaine (tableau 7).

En hiver, la plupart des populations régionales de loups se nourrissent surtout d'une seule espèce d'ongulés, même s'il y en a plus d'une (Carbyn, 1975*a*; Fritts et Mech, 1981), et ne lui substituent une autre espèce que lorsque la première a nettement diminué en nombre (Mech, 1977*b*; Theberge et Strickland, 1978). En été, le castor est souvent une proie de remplacement importante, et des différences importantes au niveau du régime alimentaire estival des loups d'une région à l'autre et d'une année à l'autre ont été attribuées à la disponibilité relative de ce rongeur (Pimlott *et al.*, 1969; Voigt *et al.*, 1976; Peterson, 1977; Theberge et Strickland, 1978; Carbyn, 1980, rapport inédit du SCF).

Le lièvre d'Amérique est une autre espèce de proie qui sert de substitut alimentaire aux loups et dont l'importance n'a pas été entièrement évaluée. Cet animal, répandu dans toute la forêt boréale, est très abondant par période et, contrairement au castor, on le trouve tout au long de l'année. Certains auteurs prétendent que l'abondance des lièvres peut jouer un rôle important pour la survie des rejetons, en particulier lorsque d'autres proies sont rares (Rausch, 1969; Mech, 1977*a*; Stephenson et Van Ballenberghe, 1978, rapport inédit).

En résumé, la dynamique des populations de loups est dictée en grande partie par la biomasse (par individu) des ongulés qui leur servent de nourriture, laquelle biomasse est déterminée par les densités de loups et d'ongulés et le taux d'exploitation humaine. L'effet des ressources alimentaires sur la démographie des loups est déterminé dans une mesure importante par le comportement social qui agit tant sur les réponses fonctionnelles que sur les réponses numériques. C'est surtout en été que les

Figure 3

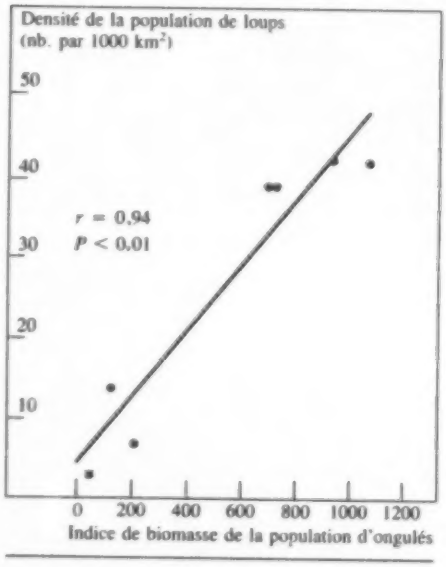


Figure 4

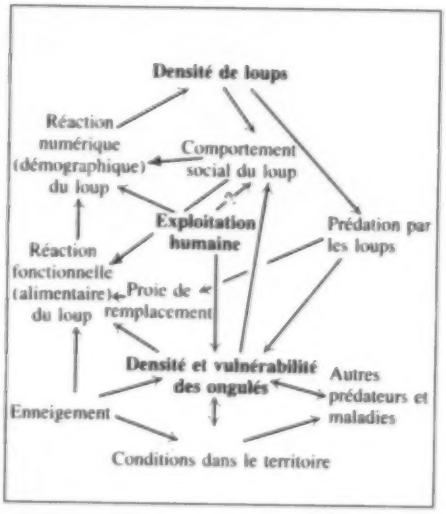


Tableau 8
Relation entre la densité des loups dans les populations stationnaires et le taux d'exploitation et l'abondance des ongulés

Lieu	Taux d'exploitation (récolte en % pendant l'hiver)	Densité des loups (nb. par 1000 km²)	Indice de biomasse des ongulés (par 100 km²)	Indice de biomasse des ongulés par loup	Sources de données*
Minnesota					
(Nord-est)	20	41,7	933	224	(1)
Michigan					
(Isle Royale)	0	41,7	1090	258	(2)
Ontario					
(Parc Algonquin)	27	38,5	670	174	(3)
(Parc Algonquin)	0	38,5	670	174	(3)
Alaska					
(Intérieur : GMU 20A)	21–38	13,2	126	96	(4)
(Centre-sud : GMU 13)	29	6,5	214	328	(5)
Centre-nord du Canada (Territoire du caribou de la toundra)	0?	2,7	50	188	(6)

*(1) Van Ballenberghe *et al.*, 1975.
(2) Krefting, 1951; Mech, 1966; Peterson, 1977.
(3) Pimlott *et al.*, 1969; Theberge et Strickland, 1978.
(4) Voir renvois (3) et (6), tableau 7.
(5) Voir renvoi (4), tableau 4.
(6) Voir renvoi (6), tableau 4.

loups se nourrissent d'espèces autres que leurs proies habituelles.

9. Capacité du loup de modifier le nombre d'ongulés

L'effet de la prédation est déterminé par les réponses numérique et fonctionnelle combinées des prédateurs à l'égard de la densité des proies. Les composantes démographiques de la réponse numérique totale aboutissent à un taux d'accroissement dont nous avons évalué un peu plus tôt la valeur maximale (r_m) à environ 0,304 (λ_m = 1,36) pour les loups. Ce taux est plus élevé que le taux d'accroissement observé ($\bar{r}$) ou potentiel (r_p) pour des populations d'orignaux ou de caribous disposant d'une nourriture adéquate et à l'abri des grands prédateurs (tableau 9), et cette valeur est située entre 0,29 et 0,58 pour ce qui est du cerf de Virginie.

Deux éléments importants de la réponse fonctionnelle des loups sont : premièrement, un taux de consommation variable (jusqu'au triple) sans qu'il y ait de modifications démographiques importantes (Mech, 1977*b*), et deuxièmement, une tendance vers une destruction «inutile» lorsque les ongulés sont abondants sinon vulnérables (Pimlott *et al.*, 1969; Mech *et al.*, 1971; Peterson, 1977; Carbyn, communication personnelle). La première caractéristique permet d'anticiper la réaction numérique des loups aux baisses de populations de proies; la deuxième a tendance à élever le taux de cadavres (le nombre de cadavres par loup par unité de temps). Leur effet conjugué est d'élargir l'écart de variation des densités d'ongulés dans les limites duquel un taux de prédation donné (pourcentage de la population de proies tuées) peut être maintenu par les loups sans aucune réponse numérique.

Si l'on combinait ces caractéristiques de réponses numérique et fonctionnelle, le résultat logique serait une prédation très dépendante de la densité (régulatrice). Le manque de concordance évident au niveau des deux types de réponses aura tendance à générer des fluctuations répétitives au sein du système (Krebs, 1972, p. 200 à 208; mai 1976).

L'opinion d'Errington (1946) selon laquelle les prédateurs s'attaquent surtout aux animaux vulnérables des populations de proies est de plus en plus répandue en tant que principe d'écologie des populations. On doute de plus en plus de sa valeur, cependant, en particulier en ce qui a trait à la prédation d'ongulés par de gros carnivores (Pimlott, 1970; Bergerud, 1974, 1979; Keith, 1974; Mech et Karns, 1977). À l'heure actuelle, il n'y a pas de doute, semble-t-il, que : 1) la prédation par les loups soit un élément important de mortalité annuelle totale chez de nombreuses populations d'ongulés, 2) de telles pertes s'additionnent souvent dans une large mesure à d'autres types de mortalité, et 3) la prédation par les loups soit donc un facteur déterminant de la limitation de ces populations, qui peut être parfois régulateur.

10. Certaines répercussions en matière de gestion

10.1. Exploitation des populations de loups

La gestion de la faune, pour modifier des densités ou des récoltes, est souvent fonction d'un rapport entre le taux d'accroissement et le taux d'exploitation. Selon nous, les données disponibles sur les populations de loups montrent que les taux d'accroissement sont déterminés principalement par la quantité de nourriture disponible par individu, et que celle-ci est accrue par la récolte de loups au cours de l'hiver, récolte qui réduit leurs densités. L'augmentation de la reproduction qui en

Tableau 9
Taux d'accroissement observés dans les populations d'ongulés lorsque la nourriture est suffisante et qu'il n'y a pas de prédateurs importants

		Taux d'accroissement annuels moyens calculés				
		à partir d'estimations successives de populations		à partir d'autres données démographiques		
Espèce	Lieu	Exponentiels ($\bar{r}$)	Finis ($\bar{\lambda}$)	Exponentiels (r_p)	Finis (λ_p)	Sources de données*
Orignal	Suède	–	–	0,29	1,33	(1)
	Alberta (Parc national d'Elk Island)	0,26	1,30	–	–	(2)
	Alaska (Presqu'île de Kenai)	0,24	1,28	–	–	(3)
	Terre-Neuve (Monts Anguille)			0,24	1,27	(4)
	(Province entière)	0,18	1,20			(4)
	Alberta (Rochester)	–	–	0,16	1,17	(5)
	Michigan (Isle Royale)	0,14	1,15	–	–	(6)
	Moyennes	0,21	1,23	0,23	1,26	
Caribou	Terre-Neuve (Île Brunette)	0,35	1,41	–	–	(7)
	Alaska (Île St. Matthew)	0,30	1,35	–	–	(7)
	(Kenai)	0,27	1,31	–	–	(7)
	(Île Adak)	0,25	1,28	–	–	(7)
	(Îles St. George et St. Paul)	0,24	1,27	–	–	(7)
	Moyennes	0,28	1,32			

(suite à la page suivante)

Tableau 9 *(suite)*

Cerf de Virginie	Dakota-Nord (Moyenne pour sept refuges nationaux de la faune)	0,58	1,79	–	–	(8)
	Michigan (Réserve George)	0,55	1,73	–	–	(9)
	Wisconsin (Refuge national de la faune de Necedah)	0,40	1,50	–	–	(10)
	Michigan	–	–			
	(Station faunique expérimentale Cusino)	–	–	0,41	1,50	(11)
	(Réserve George)	–	–	0,35	1,42	(12)
	Minnesota (Refuge national de la faune de Mud Lake)	0,29	1,33	–	–	(13)
	Moyennes	0,46	1,59	0,38	1,46	

* (1) Pimlott, 1959; d'après un rendement soutenu déclaré de 25 % dans des populations d'automne sur de grands territoires.
(2) Blood, 1974 (figure 1) : 1961–1963 et 1964–1967.
(3) Spencer et Hakala, 1964 : 1949–1955, tient compte d'une récolte approximative de 10 % dans les populations d'automne.
(4) Mercer et Manuel, 1974 : estimation pour la population d'orignaux des monts Anguille d'après une récolte soutenue moyenne de 1 orignal par 2,12 km^2 de 1960 à 1972 dans une population stationnaire dont la densité à la fin de l'hiver est de 1 sujet par 0,58 km^2. Estimation pour la province entière d'après une augmentation de l'effectif au cours d'une période de 56 ans, soit depuis l'arrivée de quatre individus jusqu'à ce que la population «dépasse de beaucoup 100 000».
(5) Il s'agit du taux calculé d'accroissement (r_s) (fécondité-survie) pour une population d'âge stable, basé sur les taux de survie et de reproduction par âge fournis par Mytton et Keith (1981).
(6) Krefting, 1974 : 1945–1948.
(7) Données résumées par Bergerud (1979).
(8) Cook, 1945 : 1935–1944.
(9) Kelker, 1947 : 1928–1933.
(10) Martin et Krefting, 1953: 1939–1946.
(11) Van Etten *et al.*, 1965 : d'après le rendement soutenu indiqué.
(12) Eberhardt, 1960 : d'après la récolte annuelle et la tendance de la population, 1933–1946.
(13) Krefting et Erickson, 1956 : 1939–1949.

résulte, ou de la survie des rejetons et donc du taux d'accroissement potentiel (r_p), peut équilibrer évidemment l'élimination par l'homme de 38 % environ des populations d'automne (tableau 7).

Si cette récolte de 38 % s'effectue sur une courte période, cela signifierait que r_p = 0,478 (ln 100/62). Toutefois, la récolte de loups s'effectue en général sur une période de plusieurs mois; de ce fait, une capture annuelle importante de 38 % laisse supposer réellement un taux d'accroissement potentiel beaucoup plus important (Caughley, 1977, p. 172 à 174). Une estimation plus prudente d'une récolte soutenable, 23 % des populations d'automne, a été calculée à partir de : 1) notre première évaluation selon laquelle r_m = 0,304; 2) un taux de récolte supposé constant couvrant une période de 5 mois, soit de novembre à mars; et 3) un coefficient de reproduction (m_x) de 2,30 (Caughley, 1977, p. 172 à 175).

Les deux estimations ci-dessus de la récolte maximale soutenable (23 % et 38 %) sont de l'aveu général approximatives, mais elles couvrent probablement une plage de valeurs réelles. Nous nous préoccuperons donc de la situation des populations de loups dont les taux de récolte annuelle sont supérieurs à 30 %. Ce chiffre est bien inférieur au taux de 50 % ou plus proposé par Mech (1970, p. 63 à 64), tel qu'il est requis pour réduire les densités de loups.

Le fait que les proportions par âge dans des populations de loups ne soient pas régulièrement associées à des tendances numériques est également important en matière de gestion. Des populations stationnaires, qu'elles soient exposées à la chasse ou non, ont tendance à compter 40 % de petits à l'automne ou en hiver, tandis que ce pourcentage est plus élevé chez des populations croissantes et décroissantes qui sont exposées à la chasse. Dans chaque cas, le pourcentage de rejetons traduit le recrutement rajusté aux réserves alimentaires par individu, mais des populations à recrutement élevé peuvent quand même diminuer à cause d'un taux excessif d'animaux abattus.

10.2. Importance des rapports entre ongulés et loups

La dynamique des populations d'ongulés et celle des populations de loups sont étroitement apparentées (figure 4), et il faut en tenir compte au niveau de la gestion. La question suivante revêt une importance particulière : pour quel rapport ongulés-loups l'augmentation annuelle de la population d'ongulés suffira-t-elle à répondre aux besoins des loups? Une évaluation approximative de ce rapport peut être calculée à partir du nombre d'animaux tués par loup chaque année, du taux d'accroissement annuel de la population d'ongulés, et de la proportion de l'augmentation annuelle de la population d'ongulés éliminés par la chasse.

Les renseignements sur le nombre d'animaux tués par les loups proviennent principalement d'observations aériennes de bandes marquées pendant l'hiver (tableau 10). Dans le cas de bandes se nourrissant d'orignaux, le nombre d'animaux tués s'établit en moyenne à un par 4,1 jours ou à un animal par loup tous les 43 jours. Ceci représente environ 8,5 orignaux par loup par année, en supposant que toute tendance à la baisse du nombre d'orignaux tués en été, à cause de besoins moindres ou de l'existence d'autres proies, est contrebalancée par la taille beaucoup plus petite des orignaux tués (en grande partie de jeunes orignaux). Le nombre de cerfs de Virginie et de wapitis (*Cervus elaphus*) tués par loup semble être ana-

logue, s'établissant en moyenne à 16,6 animaux par loup par année.

Les taux d'accroissement finis ($\bar{\lambda}$ et λ_p) de populations d'orignaux étaient compris entre 1,15 et 1,33 dans différentes régions (tableau 9), tandis que les taux d'accroissement du cerf de Virginie variaient de 1,33 à 1,79.

Le nombre d'ongulés tués par loup chaque année et qui stabiliserait une population d'ongulés non exposés à la chasse, est évalué au moyen de l'équation suivante :

$$K = N(\lambda - 1) \quad [1]$$

où K = nombre d'ongulés tués par loup chaque année
N = nombre d'ongulés par loup au printemps avant la mise bas
λ = taux fini d'accroissement annuel des ongulés

Le nombre minimal d'ongulés nécessaire par loup pour empêcher λ d'être inférieur à 1,0 dans une population d'ongulés non exposés à la chasse serait donc calculé au moyen de l'équation suivante :

$$N = \frac{K}{(\lambda - 1)} \quad [2]$$

Si la chasse élimine une partie de l'augmentation annuelle des ongulés, le nombre minimal d'ongulés nécessaire par loup pour empêcher λ d'être inférieur à 1,0 serait alors calculé à partir de l'équation suivante :

$$N = \frac{K}{(\lambda - 1)(1 - H)} \quad [3]$$

où H = la fraction de l'augmentation annuelle éliminée par la chasse.

On présume que la chasse et la prédation par les loups s'additionnent à d'autres facteurs de mortalité, et ne font pas simplement que les remplacer.

On trouvera aux figures 5 et 6 les rapports orignaux-loups et cerfs-loups requis pour différents taux d'accroissement et de récolte. Donc, pour demeurer stationnaire, une population d'orignaux dont $\lambda = 1{,}20$ et dont la moitié des recrues annuelles est éliminée par la chasse, doit avoir un rapport de 85 orignaux par loup. Sans chasse, un rapport de 43 : 1 serait suffisant.

Une étude récente portant sur 25 000 km^2 et effectuée près de Fort McMurray en Alberta, a permis de dénombrer une population de 4600 orignaux et de 166 loups (Fuller et Keith, 1980; Hauge et Keith, 1981). Le nombre d'orignaux diminuait ($\lambda = 0{,}78$) et celui des loups augmentait ($\lambda = 1{,}21$). Les chasseurs éliminaient environ 400 orignaux par année, ou environ la moitié de l'augmentation annuelle de la population d'orignaux, dont le taux d'accroissement fini probable s'élevait à environ 1,17. D'après le modèle ci-dessus, le rapport orignaux-loups nécessaire pour produire une population stationnaire d'orignaux serait de 100 : 1. S'il n'y avait plus de chasse, le rapport orignaux-loups nécessaire serait de 50 : 1. Le rapport actuel de 28 : 1 est beaucoup trop élevé dans chaque cas et laisse prévoir une baisse continue du nombre d'orignaux. Pour que cette

Tableau 10
Taux de prise des loups en hiver (orignal, cerf de Virginie et wapiti)

Lieu	Nb. d'hivers	Espèces d'ongulés proies	Nb. moyen d'animaux tués en hiver (nb. de jours par animal tué)		Sources de données*
			Par bande	Par loup	
Michigan					
(Isle Royale)	3	Orignal	3,1	47	(1)
(Isle Royale)	7	Orignal	3,3	36	(2)
Alaska					
(Centre-sud : GMU 13)	2	Orignal	4,1	36	(3)
Alberta					
(Fort McMurray)	2	Orignal	4,7	45	(4)
Alaska					
(Centre-sud : GMU 13)	2	Orignal	5,5	49	(5)
Moyennes			4,1	43	
Ontario					
(Centre-est)	1	Cerf de Virginie	2,2	18	(6)
Manitoba					
(Parc national du mont Riding)	1	Wapiti	3,6	14	(7)
	1	Wapiti et cerf de Virginie	6,9	21	(7)
Minnesota					
(Nord-ouest)	4	Cerf de Virginie	7,0	32	(8)
(Nord-ouest)	5	Cerf de Virginie	7,8	25	(8)
Moyennes			5,5	22	

*(1) Mech, 1966.
(2) Peterson, 1977.
(3) Calculé au moyen de données fournies par Ballard et Spraker (1979) (voir renvoi (7), tableau 7) pour trois bandes qui consommaient surtout des orignaux et pour lesquelles les données étaient censées être les plus faibles; environ 2/3 des animaux déclarés tués ont été attaqués d'octobre à avril.
(4) Fuller et Keith, 1980.
(5) Stephenson et Van Ballenberghe, 1978 (voir renvoi (5), tableau 7), Burkholder, 1959.
(6) Kolenosky, 1972.
(7) Carbyn, 1980, sous presse. Deux orignaux ont été inclus dans le total de wapitis tués.
(8) Fritts et Mech, 1981 : il s'agirait d'une estimation minimale.
(9) Mech, 1977*b*.

Figure 5
Effet du taux possible d'accroissement et du taux de récolte sur le nombre d'orignaux nécessaire par loup pour maintenir une population stationnaire d'orignaux quand chaque loup tue 8,5 orignaux annuellement (voir le texte et les tableaux 9 et 10)

Figure 6
Effet du taux possible d'accroissement de la récolte sur le nombre de cerfs de Virginie par loup nécessaire pour maintenir une population stationnaire de cerfs quand chaque loup tue 16,6 animaux par année (voir texte et tableaux 9 et 10)

Figure 5

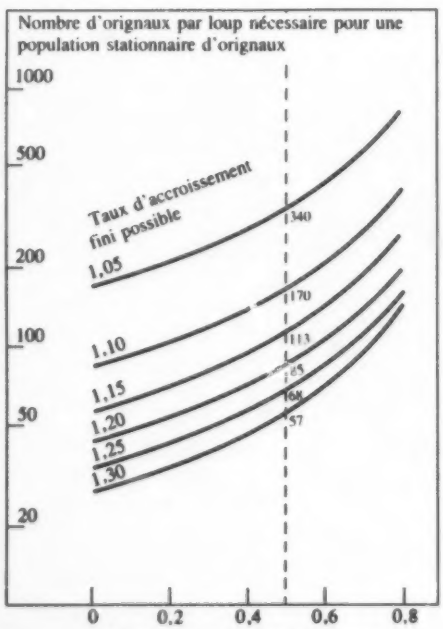
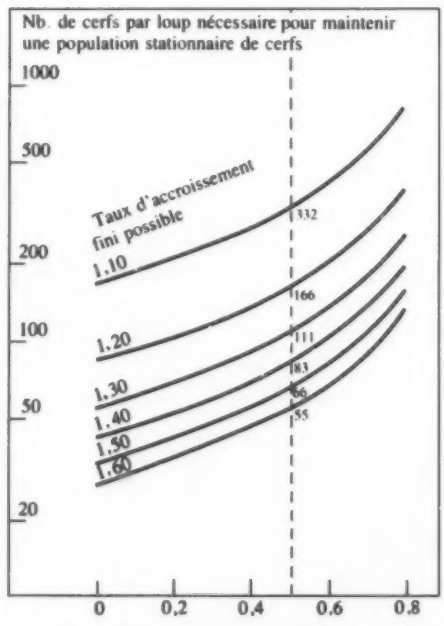


Figure 6



population d'orignaux soit stabilisée, il faudrait que le nombre de loups soit réduit de 44 à 72 %.

Selon les calculs de Pimlott (1967*b*), pour qu'une population de cerfs qui n'est pas exposée à la chasse et dont $\lambda = 1{,}37$, demeure stationnaire, celle-ci doit dépasser le nombre de loups dans un rapport de 100 : 1. La figure 6 montre qu'un rapport d'environ 45 : 1 serait suffisant. La différence entre ces deux rapports s'explique comme suit : les taux de consommation dans les calculs de Pimlott (1967*b*) équivalent à une fréquence annuelle d'animaux tués de 36,7 cerfs par loup, ce qui est plus que le double de la fréquence de 16,6 relevée dans les plus récentes études sur le terrain. Comme Mech l'a noté (1970, p. 183 à 185), les quantités consommées par les loups et autres prédateurs peuvent être bien supérieures aux quantités réellement nécessaires.

Le nombre annuel moyen d'animaux tués par loup constitue également une donnée pertinente à ce niveau-ci : il est de 16,6 cerfs par rapport à 8,5 orignaux, même si le poids moyen d'un orignal est environ six fois plus grand que celui d'un cerf. Cet écart, qui peut être environ trois fois plus grand ou plus petit pour la biomasse alimentaire par unité de temps, est sans doute un autre reflet de la grande liberté que possède le loup au niveau de sa consommation alimentaire. Selon nous, dans la forêt boréale, les densités de cerfs et d'orignaux différaient peu au début. S'il en est ainsi, un rapport de 2 : 1 pour le nombre annuel d'animaux tués (16,6 cerfs par rapport à 8,5 orignaux par loup) aurait donné un rapport de mortalité analogue dans leurs populations. Du point de vue de l'évolution, de même que pour la régulation des populations, il pourrait être important donc que le taux d'accroissement moyen des cerfs et des orignaux soit à peu près dans le même rapport de 2 : 1 ($\bar{r} = 0{,}43$ par rapport à 0,22) (tableau 9).

Les familles de courbes illustrées dans les figures 5 et 6 se fondent sur le nombre moyen d'animaux tués; elles ne tiennent pas compte de la variation potentielle de la consommation d'aliments mentionnée ci-dessous, et ne sont donc seulement que des premières approximations, lesquelles doivent être interprétées avec beaucoup de prudence. Les augmentations ou diminutions du nombre d'animaux tués par les loups devraient se traduire de façon directe et proportionnelle dans le rapport calculé ongulés-loups.

11. Remerciements

Nous remercions John Cary, Orrin Rongstad, Rolf Peterson et un critique anonyme de l'Alaska de leurs commentaires sur le manuscrit, qui nous ont permis d'en améliorer la clarté et la précision.

Influences sociales sur la reproduction des loups

Jane M. Packard
L. David Mech
Ulysses S. Seal

Une forte interaction sociale s'exprime chez les membres de groupes familiaux de loups et elle influe fortement sur la biologie générale de l'espèce (photo : Scot Stewart)

1. Résumé

Le comportement social des loups a été considéré comme ayant une fonction régulatrice qui ajuste la taille de la population à la capacité limite de l'environnement au moyen de contraintes sociales se manifestant lorsque les densités de population sont élevées. Apparemment, cette façon de voir est en contradiction avec les prédictions, s'appuyant sur la sélection individuelle, selon lesquelles des caractères génétiques qui rendent les individus sensibles à une inhibition continue de la reproduction ne peuvent pas persister dans une population. L'incapacité de se reproduire est fréquente tant dans des bandes en captivité (de 58 à 65 % des femelles adultes ne se reproduisent pas chaque année) que dans des bandes en liberté (à peu près 38 % des femelles adultes ne se reproduisent pas chaque année). Selon une étude des causes de l'incapacité de se reproduire chez les bandes en captivité, c'est plus souvent l'absence de copulation qui en est responsable que l'inhibition du cycle gonadique ou l'avortement lié au stress.

La présente étude analyse le rapport entre l'âge et la reproduction des femelles dans une colonie en captivité. De jeunes louves appartenant à deux bandes en captivité avaient moins de chances durant la période de compétition sexuelle que des louves plus âgées. Une maturation comportementale retardée et des contraintes dues à l'impossibilité de se disperser semblaient être les causes de l'incapacité de se reproduire. Selon nous, cette incapacité observée chez les loups est un mode de reproduction retardée qui aurait pu se développer par sélection individuelle, ce qui signifie que l'aptitude individuelle future est améliorée si des individus tardent à se reproduire en conservant un rôle juvénile au sein d'un bande. Il est possible que l'effet du comportement social sur la régulation des populations dépende plus des antécédents et des compositions de la bande que d'une rétroaction entre la population et son environnement.

D'après nos résultats, il semble que les bandes et les populations de loups montrent une tendance étonnante à continuer à se reproduire chaque année malgré une perte naturelle ou artificielle des reproducteurs actuels. Les modèles de populations de loups naturelles ou faisant l'objet d'une gestion devraient tenir compte des antécédents de chaque bande et de la composition sociale, et devraient permettre la prolifération de nouvelles bandes si les ressources alimentaires augmentaient.

2. Introduction

Il est généralement admis que dans quelques bandes de loups, certains adultes ne se reproduisent pas (Mech, 1970); toutefois, l'explication de ce phénomène du point de vue évolutionniste n'est pas bien établie. Certains auteurs qui considèrent les bandes comme des structures hiérarchiques ont supposé que des individus dominants ont empêché des subordonnés de se reproduire (Woolpy, 1968; Rabb *et al.*, 1967; Mech, 1970). Vraisemblablement, les observations de bandes en captivité étaient conformes à la théorie selon laquelle, dans des populations en liberté s'approchant de la capacité limite de l'environnement, l'inhibition de la reproduction est une réponse à une contrainte sociale (Mech, 1970; Van Ballenberghe *et al.*, 1975). La sélection au niveau du groupe ou la sélection au niveau des parents ont été invoquées pour expliquer la suppression sociale de la reproduction chez les loups (Woolpy, 1968; Haber, 1977).

Toutefois, le comportement social des loups ne semble pas avoir une fonction régulatrice aussi importante que nous l'avions pensé (Packard et Mech, 1980). Dans le cadre du présent article, nous étudierons les signes de l'incapacité de se reproduire et ses causes dans des bandes en captivité afin d'évaluer l'hypothèse de l'inhibition de la reproduction liée au stress. Au moyen de données provenant de notre colonie de loups en captivité, nous analyserons le rapport entre l'âge et la capacité de se reproduire, ainsi que les signes d'une maturité comportementale retardée dans deux bandes de loups qui sont des groupes familiaux. Finalement, nous montrerons que l'incapacité de se reproduire chez les loups peut mieux s'expliquer en fonction de la reproduction retardée qu'en fonction de l'inhibition liée au stress et nous traiterons des répercussions de cette théorie.

D'après la notion de reproduction retardée (Lack, 1954; Geist, 1968; Wiley, 1974*a*), un individu mûr du point de vue physiologique ne manifestera pas un comportement sexuel dans un environnement social où la compétition sexuelle est forte. En théorie, ce caractère se développerait lorsque l'aptitude escomptée d'individus qui tardent à se reproduire est plus élevée que celle d'autres individus qui essaient de se reproduire au même âge et dans les mêmes conditions. Ainsi, il est possible d'expliquer cette incapacité de se reproduire chez de jeunes adultes en fonction de la sélection individuelle (Wiley, 1974*b*; Wittenberger, 1979), et il n'est pas nécessaire d'invoquer la sélection de groupe ou de parenté comme ce fut le cas pour les loups.

L'importance de la maturation comportementale en tant que facteur influençant la réussite de la reproduction chez les loups a déjà été mentionnée (Rabb *et al.*, 1967). En général, les bandes de loups en liberté sont des groupes familiaux composés des parents et des rejetons de plusieurs portées (Mech, 1970). Ces descendants sont donc placés dans un environnement social dans lequel la compétition sexuelle est forte. Des études effectuées sur des loups en captivité laissent à entendre que les descendants ont probablement moins de chance de succès que leurs parents au niveau de la compétition sexuelle à l'intérieur de groupes familiaux (Packard, 1980; Zimen, 1982).

Tableau 1
Échec de la reproduction dans les bandes captives

	♀♀/bande*		Portées/bande†			♀♀/année‡ Reproduction		Cause de l'échec‡§							
	1	>1	0	1	>1	Échec	Réussite	AE	AO	LP	LA	LR	CI	ME	PD
Rabb *et al.*, 1967	0	8	0	6	2	19(2)	9	0	–	11	14	11	11	1	2
Lentfer et Sanders, 1973	1	5	3	1	2	7	5	–	–	–	4	–	2	1	–
Altmann, 1974	0	4	0	1	3	1(4)	4	1?	–	0	0	0	0	0	4
Zimen, 1975, 1982	3	4	4	3	0	15	3	1	–	4	7	4	4	0	–
Fentress et Ryon, 1982	2	4	1	1	4	11¶	13	–	–	–	–	–	1	4	–
Packard, 1980	1	3	1	2	1	6(2)	2	0	1	1	3	0	2	3	2
Total	6	30	9	14	13	59(8)	36	2	1	16	28	15	20	9	8

*Nombre de saisons de reproduction quand 1 ou >1 femelle en préoestrus se trouvaient dans une bande.
†Nombre de saisons de reproduction quand 0, 1 ou >1 portées sont nées dans une bande.
‡Les cas incluent chaque saison de reproduction de chaque femelle en préoestrus ou adulte dans la bande. Les parenthèses indiquent des portées qui sont mortes.
§Il y a plusieurs causes dans certains cas. AE, anoestrus; AO, anovulation; LP, faible préréceptivité; LA, faible attraction; LR, faible réceptivité; CI, interruption de la parade nuptiale; ME, échec métoestral (après la copulation, avant la parturition); PD, mort des louveteaux.
¶Des louveteaux étaient morts, mais on ignore s'il s'agit de la portée entière.

2.1. Incapacité de se reproduire dans des bandes en captivité

Dans le cadre de la présente étude, l'expression «incapacité de se reproduire» désigne simplement le fait pour un loup adulte de ne pas se reproduire au cours d'une saison d'accouplement d'une bande, et non pas des individus sexuellement immatures ou des individus éliminés (ou éloignés) de la bande natale. La maturité sexuelle se caractérise par l'ovulation chez les femelles et les cycles de la testostérone chez les mâles, lesquels sont propres aux adultes reproducteurs.

L'incapacité de se reproduire chez les femelles appartenant à des bandes de loups en captivité est fréquente (tableau 1); toutefois, après une modification de la structure sociale, des membres d'une bande considérés autrefois comme non reproducteurs se sont accouplés avec d'autres membres de ces bandes (Rabb *et al.*, 1976; Klinghammer, communication personnelle; Schotté et Ginsburg, communication personnelle; Packard, 1980; Paquet *et al.*, 1982). Si pour chaque saison de reproduction, on considère chaque femelle adulte comme un cas distinct, alors on ne signale aucune portée dans 58 % des 103 cas. Parce que 8 des portées n'ont pas survécu, la reproduction fut un échec dans 65 % des cas.

La non-reproduction ne peut être attribuée à une contrainte sociale dans les cas où aucune portée n'a été produite dans une bande. Ce phénomène s'est produit dans les cas suivants : a) deux bandes composées d'animaux de la même portée (Lentfer et Sanders, 1973; Zimen, 1982), b) une bande dans laquelle les reproducteurs potentiels étaient élevés par l'homme (Fentress et Ryon, 1982), et c) deux bandes dans lesquelles on relevait une pathologie physiologique liée à la sénescence ou à l'immaturité (Lentfer et Sanders, 1973; Packard, 1980).

La reproduction exclusive par une femelle dans une bande à plusieurs femelles s'est produite seulement lorsque le géniteur était à la fois dominant et couplé à une partenaire. Les reproducteurs exclusifs étaient la mère (Schotté et Ginsburg, communication personnelle; Packard, 1980) ou un membre d'une même fratrie de femelles non reproductrices (Rabb *et al.*, 1967; Lentfer et Sanders, 1973; Zimen, 1982).

Il est évident que l'incapacité de se reproduire est très fréquente dans des bandes de loups en captivité, mais il est également montré que la reproduction est possible pendant une saison par plus d'une femelle par bande (portées multiples) en l'absence d'un reproducteur dominant couplé à une partenaire (Harrington *et al.*, 1982). Plusieurs portées ont été mises bas dans des bandes dans lesquelles : 1) un membre de la paire de reproducteurs a été retiré (Rabb *et al.*, 1967; Packard, 1980; Fentress et Ryon, 1982; Paquet *et al.*, 1982), 2) il n'y a pas eu de reproduction antérieure parmi les animaux d'une même portée (Rabb *et al.*, 1976; Lentfer et Sanders, 1973), ou 3) la mère (femelle reproductrice initiale) était âgée (9 ans) (Altmann, 1974). Le nombre d'années consécutives au cours desquelles des portées multiples ont été mises bas dans une bande variait quelque peu à la suite d'une perturbation provoquée par exemple par le retrait de l'un des membres de la paire de reproducteurs.

Dans le cas de bandes comprenant des adultes non reproducteurs, il faut étudier les causes de leur incapacité de se reproduire pour évaluer l'hypothèse d'une incapacité liée au stress.

2.2. Causes de l'incapacité de se reproduire

L'incapacité peut se manifester à n'importe quel stade du cycle et être notamment liée à des facteurs endocriniens et comportementaux déterminants pour la sollicitation sexuelle (proceptivité), la copulation, la mise bas ou l'élevage des petits (Kleiman, 1980). Les théories sur l'incapacité liée au stress (Christian, 1978) ont été axées en général sur l'inhibition des cycles endocriniens due à une activité de la surrénale.

L'inhibition du cycle endocrinien chez les femelles se produit rarement dans des bandes en captivité (tableau 1). Dans 1 (peut-être 2) cas sur 61, il n'y a pas eu de perte vaginale au cours du proestrus. Dans l'un de ces cas, il s'agissait d'une femelle adulte qui avait été gravement blessée (Zimen, 1978), et dans l'autre, d'une femelle âgée de 1 an décrite comme «n'étant pas entièrement mûre» (Altmann, 1974). Au cours du proestrus, on a observé un écoulement sans ovulation chez une femelle âgée de 1 an (Packard, 1980) et chez une femelle adulte sauvage mise en captivité (Seal *et al.*, 1979). Rien ne prouve l'inhibition du cycle de la testostérone chez des loups mâles adultes (Packard *et al.*, donnée inédite).

Dans la plupart des études, l'absence de copulation a été signalée comme étant la principale cause de l'incapacité des animaux de se reproduire (tableau 1). Les raisons souvent invoquées pour expliquer l'absence de copulation sont les suivantes : faible fréquence de sollicitation sexuelle, peu d'attraction à l'égard des mâles, rejet des mâles et interruption de la parade nuptiale avant la copulation.

Une incapacité postcopulatoire avant la mise bas a été signalée dans 9 cas (tableau 1). On a conclu dans 4 de ces cas qu'il s'agissait d'avortement (Fentress et Ryon, 1982). On n'a pas signalé de résorption embryonnaire d'une portée complète, bien que Paquet (communication personnelle) ait relevé, au cours d'une autopsie d'une femelle, plus de cicatrices placentaires que de petits mis bas dans la portée correspondante. Les causes des autres cas d'interruption de la gestation sont indéterminées (Rabb *et al.*, 1967; Lentfer et Sanders, 1973; Packard, 1980). Les rejetons sont morts dans 8 autres cas, tous mettant en cause de jeunes femelles.

Lorsque l'incapacité de se reproduire n'est pas due à l'âge mais qu'elle résulte d'une agression, il semble qu'on puisse la considérer comme étant liée au stress. L'incapacité qui dépend de l'âge et qui résulte d'une compétition intrasexuelle (choix du partenaire par le sexe opposé) corrobore l'hypothèse de la reproduction retardée. La présente étude analyse le rapport entre la maturité physiologique, la maturité comportementale et la réussite de la reproduction dans 2 bandes de loups en captivité; les recherches comprennent en plus des données sur les cycles de reproduction de loups placés par paire et placés seuls.

Figure 1
Âge, relations génétiques et mois de l'étude au cours desquels les loups formaient des bandes (mâles M, femelles F)

3. Méthodes

3.1. Maturité physiologique

Les caractéristiques du cycle reproducteur ont été enregistrées dans le cas de 16 louves appartenant à la colonie de loups du US Fish and Wildlife Service du Minnesota (Seal *et al.*, 1979; Packard, 1980). Les observations ont été faites au cours de deux saisons de reproduction de quelques femelles; ainsi, chaque saison a été considérée comme un cas distinct. On a relevé un total de 23 cas (un cas équivaut à une femelle pour une saison de reproduction) : 7 cas portaient sur des juvéniles (10 mois), 3 cas portaient sur des jeunes âgées de moins de 2 ans (22 mois) et, dans 13 cas, il s'agissait d'adultes dont l'âge s'échelonnait entre à peu près 3 et 9 ans. Huit femelles ont été placées dans deux bandes dont la proportion initiale des sexes était de 4 : 3 (femelles : mâles) et de 3 : 4; la composition de la bande s'est modifiée au cours de la deuxième saison, les proportions étant maintenant de 4 : 2 et de 2 : 2 (figure 1). Cinq femelles ont été placées comme couple avec un mâle (femelles 322, 4, 38, 23, 52) et 3 ont été laissées seules (femelles 34, 35, 37).

Les loups ont été anesthésiés pour permettre la collecte de données physiologiques (Seal *et al.*, 1979). Toutes les femelles ont été soumises à des examens physiologiques à toutes les semaines. De plus, celles qui n'étaient pas placées dans des bandes ont été examinées trois fois par semaine, de la période du proestrus jusqu'au metestrus.

La présence de globules sanguins, de cellules kératinisées (Christie *et al.*, 1972) et de sperme a été recherchée dans les frottis vaginaux. Les vulves ont été mesurées et examinées pour y déceler des signes extérieurs d'écoulement sanglant. La quantité d'estradiol et de progestérone a été dosée dans des échantillons de sang prélevés dans la veine céphalique (Seal *et al.*, 1979). Des taux de progestérone supérieurs à 10 ng/mL sont signes d'une ovulation chez les canidés (Concannon *et al.*, 1975). Les phénomènes suivants ont été enregistrés : gonflement abdominal, perte de poils et lactation.

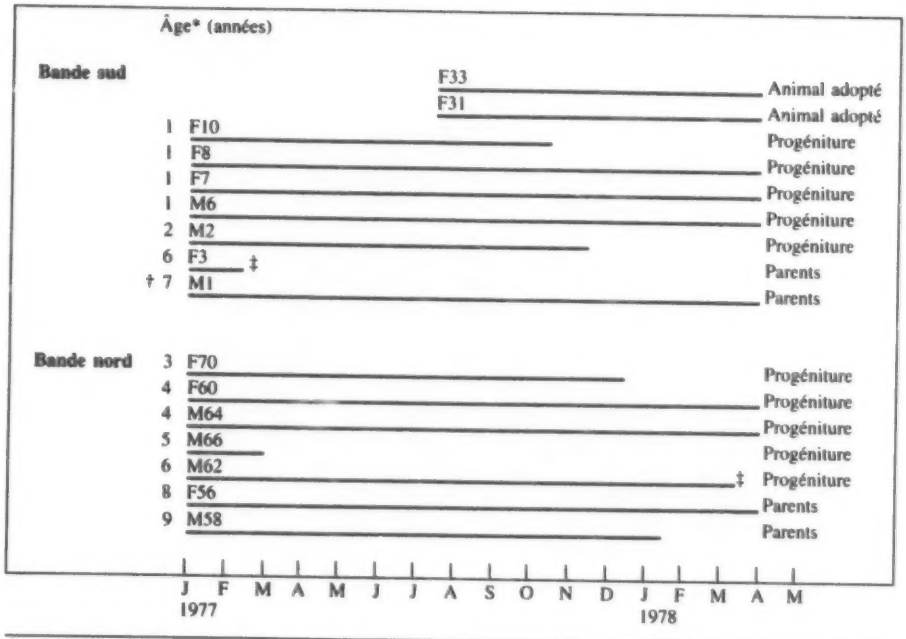
Le comportement a fait l'objet d'observations quotidiennes (Packard, 1980); les phénomènes suivants ont été enregistrés : queue rabattue entre les pattes postérieures, monte du mâle et liens copulatoires. Le comportement des femelles presque à terme a été vérifié toutes les 4 heures pour le dépistage de signes de recherche de tanière ou d'avortement.

3.2. Indices comportementaux de maturité et de stress.

Pour caractériser le comportement de loups en bande, des indices de dominance (IDOM) et de soumission (ISUB) ont été calculés. Les valeurs correspondaient au nombre de signaux (actes comportementaux) émis moins le nombre de signaux reçus. Les fréquences comportementales correspondaient au nombre total de signaux enregistrés (période échantillon de 15 minutes) sur une période de 18 mois (Packard, 1980).

Pour calculer les valeurs des ISUB, nous avons compté les structures de comportement suivantes : courbure du corps, intention de lécher, léchage, animal qui se couche sur le dos (Packard, 1980; Zimen, 1982). Pour calculer les valeurs des IDOM, nous avons compté les comportements dominateurs suivants : les morsures, la chasse, les grognements, les coups brusques, les coups de dent, les morsures du museau, l'immobilisation, le fait de se tenir debout, les pattes en hauteur ou par-dessus un autre animal, la marche de côté, l'aspersion d'urine la jambe étendue ou fléchie, et les frottements (Packard, 1980; Zimen, 1982).

Figure 1



* Âge inscrit à partir de mai 1977
† Âge de MI incertain parce que le loup a été capturé dans la nature.
‡ Indique une élimination causée par un accident (autre qu'une interaction agonistique) provoquant la mort ou des blessures graves.

Les ISUB ont été utilisés comme signe de l'immaturité comportementale. La soumission a été identifiée comme étant une forme de comportement enfantin persistant chez les adultes une fois disparue la fonction de quête de nourriture (Schenkel, 1967; Fox, 1971). Dans la présente étude, le comportement de soumission est considéré comme étant «une tactique» comportementale (telle qu'elle a été utilisée par Horn en 1978) dans le but de maintenir des relations cohésives, et elle peut être manifestée par des individus de tous les âges. Cette perspective est conforme aux théories du conflit entre les parents et les descendants et l'utilisation potentielle de signaux pour «manipuler» des congénères (Dawkins et Krebs, 1978). Les loups émettant plus de signaux de soumission qu'ils n'en reçoivent ont été considérés comme étant plus immatures du point du vue comportemental que ceux qui ont reçu plus de signaux qu'ils n'en ont émis. Il est donc possible que l'immaturité comportementale chez un adulte soit un signe de manipulation par d'autres adultes de la bande dans le but de réduire les tendances agressives qui, autrement, pourraient forcer l'individu à s'éloigner.

La valeur IDOM a été utilisée comme signe de stress comportemental. Les individus qui reçoivent plus de signaux agressifs qu'ils n'en émettent ont été considérés comme étant exposés à un plus grand stress que ceux qui émettent plus de signaux qu'ils n'en reçoivent. L'utilisation de cet indice est donc conforme au concept de dominance de Zimen (1982) selon lequel l'initiative sociale du moins dominant est limitée par des individus plus dominateurs. Il se peut qu'un individu dominant n'émette pas toujours la plus haute fréquence de signaux agressifs, mais il reçoit toujours la plus faible fréquence de signaux agressifs.

Ces indices ont facilité la comparaison des différences comportementales liées à l'âge, indépendamment des différences qui se manifestent au niveau des fréquences comportementales entre des animaux en bande et des animaux solitaires. Ce concept de structure de la bande s'éloigne de la définition de dominance exprimée en fonction d'une position hiérarchique, et s'appuie sur le fait que la soumission et la dominance sont des composantes distinctes du comportement (Schenkel, 1967; Lockwood, 1979; Zimen, 1982).

4. Résultats

Les caractéristiques du cycle reproducteur ont été établies dans 23 cas (femelle/année) dont 21 étaient des animaux d'âge connu (tableau 2). La maturité physiologique des individus au cours de saisons successives semblait suivre une séquence d'étapes, l'incapacité se manifestant à des stades de plus en plus tardifs du cycle reproducteur à mesure que la femelle devenait mûre.

Dans 7 cas de femelles juvéniles, aucun rejeton n'a pu être élevé. Dans 4 cas sur 7, il n'y a pas eu de proestrus. Dans 2 cas, des femelles juvéniles qui ont copulé n'ont pas eu de louveteaux. Une femelle juvénile qui a mis bas n'a pas été en mesure d'élever ses rejetons.

Aucune femelle entre 2 et 4 ans n'a été en mesure d'élever ses rejetons ($N = 7$). Chez 3 femelles âgées de 1 an, l'incapacité de se reproduire est survenue aux stades de l'ovulation, de la copulation et des soins aux petits après la parturition (détails décrits par Seal *et al.*, 1979; Packard, 1980). Parmi les autres cas, 2 femelles ont ovulé mais n'ont pas copulé, 1 femelle a mis bas des louveteaux qui n'ont pas survécu et 1 a ovulé, mais elle n'était pas placée avec un mâle.

Seules des femelles adultes âgées de plus de 4 ans ont pu élever leurs petits (femelles 52, 60, 56). Chez les adultes, dans 3 cas d'incapacité de se reproduire, il s'agissait de femelles couplées à un partenaire (38, 23, 52) qui s'étaient déjà reproduites et chez lesquelles il y avait eu des cycles complets (Packard, 1980). Dans le quatrième cas, il s'agissait d'une femelle dominante d'une bande (femelle 56). Donc, les causes de l'incapacité de se reproduire chez les adultes n'étaient pas liées à une contrainte sociale.

D'après la comparaison des indices de dominance et de soumission (figure 2), il y aurait des cas de maturation comportementale retardée et d'incapacité de se reproduire liée au stress. Les membres reproducteurs originaux de chaque bande se distinguaient du fait qu'ils recevaient plus de signaux de soumission et émettaient plus de signaux de domination que leur progéniture.

Trois jeunes femelles ont reçu plus de signaux agressifs qu'elles n'en ont émis; aucune ne s'est reproduite. Deux sont mortes avant la seconde saison de reproduction par suite de blessures infligées par des membres de la bande (Packard, 1980). La troisième était une femelle âgée de 1 an chez laquelle il y a eu proestrus sans ovulation (F7).

L'âge de 6 individus dont les valeurs IDOM et ISUB étaient proches de 0 (nombre égal de signaux émis et de signaux reçus) était compris entre 10 mois et plus de 6 ans. Le descendant le plus âgé a donc conservé les caractéristiques comportementales des juvéniles parce que leur indice se rapprochait davantage de celui des frères et soeurs plus jeunes que de celui des parents.

Chez 2 jeunes femelles agressives, l'indice IDOM était positif de même que l'indice ISUB (elles émettaient plus de signaux qu'elles n'en recevaient); elles manifestaient donc des signes d'immaturité comportementale, mais elles n'étaient pas stressées. L'une de ces femelles (juvénile F8) est devenue la femelle dominante après la mort de sa mère, mais elle n'a toutefois pas acquis de traits comportementaux caractéristiques des individus reproducteurs plus âgés.

Les 8 descendants (4 mâles, 4 femelles) décrits ci-dessus comme étant immatures du point de vue comportemental (indice ISUB positif) pouvaient, du point de vue physiologique, copuler bien qu'ils aient conservé des rôles juvéniles dans leur bande. Dans chaque bande, lorsque l'un des membres du couple reproducteur est remplacé (F3 dans la bande du sud et M58 dans la bande du nord), les descendants qui n'étaient pas stressés du point de vue comportemental copulaient avec un parent ou un membre du sexe opposé de la fratrie (Packard, 1980).

5. Analyse

5.1. Inhibition endocrinienne liée au stress

Des chercheurs ont déjà indiqué qu'il y avait inhibition de la reproduction lorsque «des animaux qui ont déjà été sexuellement actifs

Tableau 2
Caractéristiques des phases de maturation chez les louves*

	Anoestrous					Préoestrus						Absence de grossesse				Mort des louveteaux					Survie des louveteaux		
Louve n°	7†	10†	34	35	322	7†	322	4	37	60†	70†	31†	33†	38	56†	8†	8†	23	23	52	52	56†	60†
Année	1977	1977	1978	1978	1977	1978	1978	1977	1978	1977	1977	1978	1978	1978	1977	1977	1978	1977	1978	1977	1978	1978	1978
Âge‡	1	1	1	1	>2	2	>3	2	4	4	3	1	1	6	8	1	2	4	5	5	6	9	5
Sang dans les frottis	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cellules kératinisées	§	§	§	§	§	§	§	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Écoulement sanglant	–	–	–	–	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Oestradiol >10 pg	–	+	–	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Vulve enflée	–	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	?
Progestérone >10 ng	–	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Comportement oestral	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+	+	?	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Femelle montée par le mâle	–	–	¶	¶	–	–	–	–	¶	–	–	+	+	?	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Copulation	–	–	¶	¶	–	–	–	?	¶	–	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Enflement de l'abdomen	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	+	+	+	+
Perte de poids	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+	+	+	+	+
Lactation	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+	+	+	+	+
Séjour en tanière	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+	+	+	+	+
Parturition	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	+	+	+	+	+	+	+	+
Survie des louveteaux	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+	+	+	+	+
																–	–	–	–	–	+	+	+

*« + », présence; « – », absence; «?», aucune donnée.
†Membres de la bande.
‡Au mois de mai suivant la saison de reproduction.
§Moins de cellules kératinisées que non kératinisées présentes dans les frottis vaginaux.
¶Absence de mâle.

sont forcés par des conditions sociales à revenir à un état correspondant à celui d'un animal qui n'a pas encore atteint la maturité sexuelle» (Wickler, 1972, p. 80). Bien que cette distinction entre la répression d'individus matures et le retard de maturation ne soit pas toujours faite dans le cadre des discussions sur l'inhibition de la reproduction (par exemple : Kleiman, 1980), il s'agit d'un élément important pour comprendre l'évolution du comportement social des loups.

Dans le cadre de la présente étude, rien ne prouvait que l'inhibition des cycles endocriniens chez l'adulte était attribuable à des conditions sociales stressantes. Parmi les cas d'incapacité relevés chez des adultes, il s'agissait dans 6 cas de femelles qui n'avaient pas été placées dans une bande et qui n'étaient donc pas exposées à une répression sociale. Un cycle ovulatoire complet a été observé chez une femelle adulte de la bande, malgré qu'elle ait été l'objet d'agressions fréquentes. Les deux autres femelles adultes qui ne se sont pas reproduites n'étaient pas exposées à une répression sociale (Packard, 1980). L'ovulation a été inhibée chez une femelle subordonnée âgée de 1 an mais, comme elle n'avait pas ovulé auparavant, elle ne pouvait donc pas être considérée comme étant mature.

Dans d'autres études, des adultes qui s'étaient déjà reproduits avaient perdu occasionnellement leur rôle de reproducteurs à la suite de combats ou de la perte d'un partenaire (Rabb *et al.*, 1967; Zimen, 1982). En captivité, ces individus doivent supporter des contraintes sociales auxquelles ils pourraient échapper s'ils étaient en liberté. Zimen (1976) a identifié des animaux qui éventuellement s'éloigneraient du groupe par la distance que ceux-ci maintenaient entre eux et la bande. Ces animaux se répartissaient en deux groupes : d'anciens animaux dominants qui ont laissé volontairement la bande et des subordonnés harcelés par plusieurs membres de la bande.

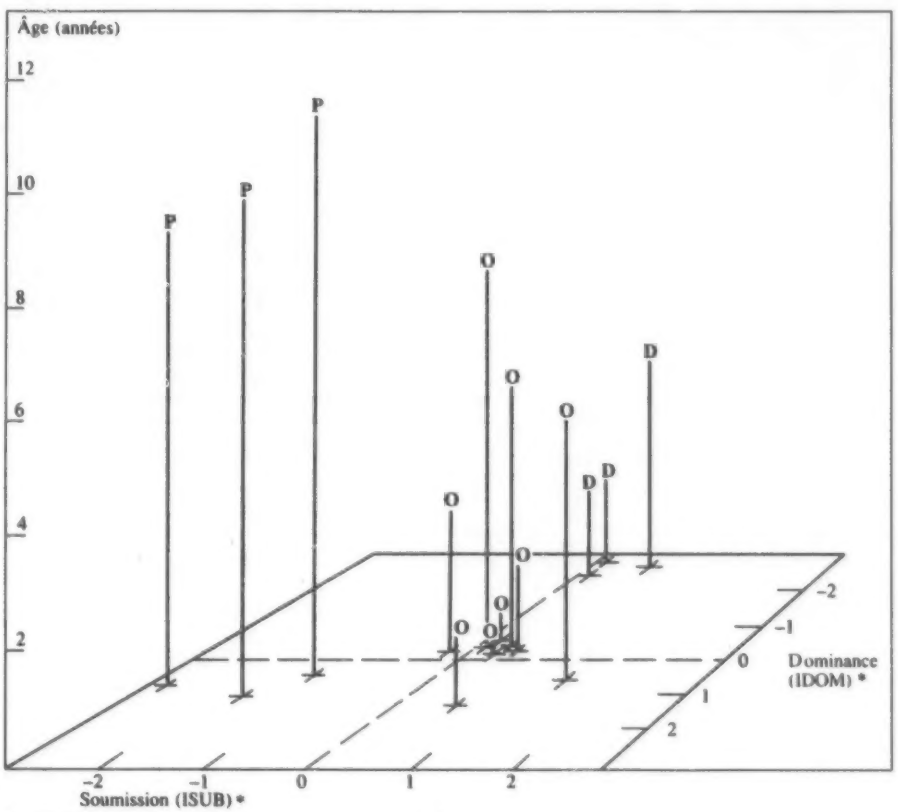
Il se peut que le taux élevé d'incapacité de se reproduire dans les bandes en captivité ne fournisse pas nécessairement un modèle tout à fait approprié pour comprendre les influences sociales sur la reproduction des bandes en liberté. En captivité, la dispersion est impossible, et il se peut que les groupes sociaux ne soient pas nécessairement analogues à ceux que l'on retrouve à l'état sauvage.

5.2. Reproduction retardée

L'évolution de la reproduction retardée a été traitée dans le cas de nombreux vertébrés (Wiley, 1974*a*; Davies, 1978). D'après l'analyse mathématique, il y aurait un avantage sélectif à la reproduction retardée lorsque : a) elle augmente la survie des membres de la population avant qu'ils aient atteint l'âge de la reproduction, ou b) l'accouplement retardé favorise la réussite de la reproduction des individus (Wiley, 1974*a*; Whittenberger, 1979). Nous constatons une maturation retardée sur

Figure 2
Relations parmi les indices de dominance (IDOM), de soumission (ISUB) et d'âge, en octobre 1977 ou lors de la mort

Figure 2



P parents
O progéniture qui s'est reproduite
D progéniture qui ne s'est pas reproduite

* Une valeur positive indique un plus grand nombre de signaux émis que reçus; une valeur négative indique un plus grand nombre de signaux reçus qu'émis.

le plan physiologique ou sur le plan comportemental ou encore sur les deux plans à la fois chez plusieurs espèces dotées d'une tolérance sociale relativement élevée (Geist, 1968; Wittenberger, 1979), de même que chez des animaux qui se disputent âprement des partenaires ou un territoire (Davies, 1978).

Pour établir l'avantage adaptatif de la reproduction retardée, il faudrait théoriquement exercer un suivi pendant toute la vie sur la réussite de la reproduction des individus par rapport à l'âge de la première reproduction. Toutefois, nous ne disposons pas de telles données longitudinales en ce qui concerne les loups. Une solution de rechange consiste à étudier un profil de la réussite de la reproduction d'individus de différents âges.

Dans le cas de bandes de loups en captivité (figure 3), il est peu probable que le proestrus apparaisse chez les femelles âgées de 10 mois, mais presque toutes les femelles atteignent la puberté vers l'âge de 22 mois. Certains individus au moins peuvent se reproduire à 10 mois (Medjo et Mech, 1976). Une copulation ou une reproduction réussie ou les deux sont plus probables chez les femelles adultes que chez celles de 22 mois. Ainsi, pour diverses raisons, les louves juvéniles et âgées de 1 an ont moins de chances de se reproduire que les adultes.

D'après nos données, il nous semble que la survie ou la capacité de reproduction des rejetons qui essaient de se reproduire dans leur bande natale en présence de parents dominants sont plus faibles que celles d'animaux qui retardent la reproduction jusqu'à ce qu'il y ait rupture de la paire de reproducteurs ou que les descendants se dispersent. Les individus sujets à une perturbation endocrinienne du cycle reproducteur seraient probablement moins portés à atteindre le statut de reproducteur lorsque l'occasion se présente. Ainsi, les animaux qui ne se reproduisent pas lorsque les conditions sociales sont défavorables, mais qui demeurent aptes à se reproduire du point de vue physiologique, auraient théoriquement une représentation génétique plus grande dans les générations futures que ceux qui sont sujets à une inhibition physiologique.

Dans le cadre de la présente étude, les individus dont le profil comportemental révèle une immaturité comportementale (telle qu'elle est définie par les valeurs intermédiaires des ISUB et IDOM) ne se trouvaient pas dans des conditions sociales stressantes et ne se reproduisaient pas en présence des parents. Cependant, une fois le lien parental rompu, ces individus ont copulé. Nous en déduisons donc qu'un individu qui maintient un rôle juvénile au sein d'une bande peut ainsi assouvir les tendances agressives qui obligent les individus qui ne conservent pas leur rôle juvénile à se disperser.

5.3. Souplesse du mode d'accouplement chez les loups sans territoire fixe

Harrington *et al.* (1982) ont constaté que la fréquence des accouplements chez plus d'une paire de loups au sein de bandes comportant plus d'une femelle était plus élevée que

Figure 3
Pourcentage* de femelles à trois étapes de la reproduction en fonction de l'âge : tiré de cas indiqués dans la documentation (tableau 1)

chez celle dont il avait déjà été question dans des descriptions du mode d'accouplement monogame des loups. D'après des rapports d'études effectuées sur des animaux à l'état sauvage, les chercheurs ont calculé qu'il y avait eu plus d'une portée par bande dans 22 à 41 % des bandes comptant plus d'une femelle adulte, ce qui signifie qu'il y a eu incapacité de se reproduire dans 59 à 78 % des grandes bandes à l'état sauvage. Cette proportion se compare favorablement à celle constatée dans des bandes en captivité, comptant plusieurs femelles adultes, dans lesquelles il n'y a eu qu'une seule portée (61 %; Harrington *et al.*, 1982), et à celle observée dans des bandes en captivité de toutes tailles, dans lesquelles il n'y a eu qu'une portée ou aucune (72 % des 36 bandes énumérées au tableau 1).

Toutefois, si l'on compte les saisons d'accouplement de chaque femelle adulte plutôt que la saison d'accouplement des bandes comptant plusieurs femelles adultes, l'incapacité de se reproduire semble moins fréquente dans les bandes à l'état sauvage. Il est difficile d'obtenir des données fiables sur la capacité de reproduction de chaque femelle à l'état sauvage, mais d'après les études rapportant de telles données, l'incapacité de se reproduire se serait manifestée dans environ 38 % des 60 cas. Ce pourcentage est inférieur à la fréquence de l'incapacité de se reproduire calculée (58 à 65 %) pour les animaux en captivité (tableau 1).

Le faible taux d'incapacité de se reproduire chez les femelles à l'état sauvage peut s'expliquer par la prédominance de petites bandes formées par les loups qui se sont dispersés. Les études effectuées au Minnesota ne prouvent nullement l'existence de portées multiples par bande (Van Ballenberghe *et al.*, 1975; Mech, 1977*a*). Dans une population dense où les proies étaient rares, la taille des bandes était petite à cause de la mortalité et les nouvelles unités de reproduction étaient peu fréquentes (Mech, 1977*a*). Dans une population à faible densité mais en croissance, la taille des bandes restait petite par suite de la dispersion d'individus arrivant à maturité, qui fondaient de nouvelles unités de reproduction (Fritts et Mech, 1981). Il se pourrait que dans ces conditions, des individus quittent une bande plutôt que de rester à l'état de non-reproducteur.

Même en Alaska, où la taille des bandes est plus importante et où les portées multiples par bande sont plus fréquentes, il y a un plus grand nombre de femelles qui peuvent se reproduire (Ballard, communication personnelle). On a admis que les bandes sont plus importantes lorsque la taille des proies est plus volumineuse (Zimen, 1976). Si l'incapacité de se reproduire était considérée en fonction de la compétition sexuelle, cette inaptitude signifierait alors que des femelles se disputent des partenaires parce que les ressources du territoire régi par ces partenaires sont limitées. En théorie, lorsque les ressources sont limitées, les femelles tolérantes dont les petits sont incapables de rivaliser avec une autre portée apporteront une contribution génétique inférieure aux générations futures. Toutefois, lorsque les ressources abondent, il se peut, ainsi que l'ont suggéré Paquet et ses collaborateurs (1982), qu'une telle rivalité n'existe pas.

Lorsque l'on considère des bandes d'animaux sauvages de différentes tailles (Packard, 1980), on constate qu'il n'y a qu'une seule portée dans 94 % des 101 cas établis qui ont été étudiés. Cette observation porte à croire que les territoires d'une bande ne peuvent en général subvenir aux besoins que d'une seule portée par année et qu'il y a beaucoup de compétition sexuelle entre les femelles appartenant à la même bande. Lorsque la rivalité sexuelle est forte, il semblerait que les femelles plus âgées aient un avantage compétitif sur les jeunes femelles. C'est dans ces conditions que se développera, semble-t-il, la reproduction retardée (Wiley, 1974*b*).

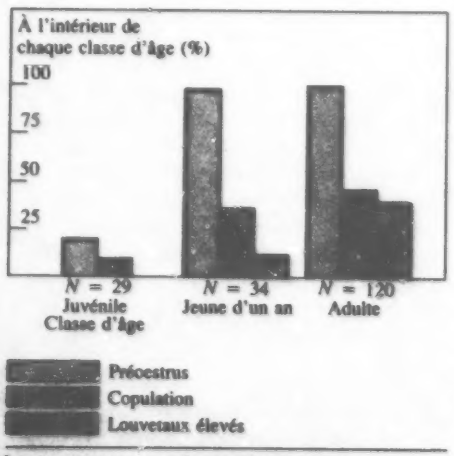
5.4. Répercussions en matière de gestion

L'opinion selon laquelle l'incapacité de se reproduire dans les bandes de loups à l'état sauvage est plus fonction d'une reproduction retardée que d'une inhibition liée au stress comporte plusieurs répercussions en ce qui concerne la gestion de populations de loups. Une des répercussions les plus importantes est que si un membre alpha de la bande est tué, un «successeur» (subordonné non reproducteur sexuellement mature) peut presque immédiatement assumer le rôle de reproducteur parce qu'il en est physiologiquement capable. Tout ce qu'il faut, c'est un changement du statut social de l'individu; la perte d'un membre alpha pourrait être compensée à peu près à n'importe quel moment pendant le cycle reproducteur, y compris pendant l'oestrus. Grâce à ce phénomène, chaque bande de loups a plus de chances de se reproduire chaque année malgré la récolte d'une certaine quantité de loups.

De plus, même si des membres alpha ou des successeurs dans une bande sont éliminés, des loups solitaires passagers, qui peuvent comprendre jusqu'à 28 % d'une population de loups (Mech, 1970), peuvent être intégrés à des bandes comme reproducteurs (Packard et Mech, 1980), ou peuvent s'apparier avec d'autres loups solitaires lorsqu'il y a suffisamment d'espace et de ressources, se reproduire et engendrer leurs propres bandes (Fritts et Mech, 1981).

Certains prétendent qu'une proportion plus élevée de femelles peuvent se reproduire dans une population qui est exposée à la chasse que dans une population qui ne l'est pas, si la chasse rompt la stabilité de la bande en éliminant des individus autrefois reproducteurs

Figure 3



* Les pourcentages représentent le nombre de cas d'âge *N* indiquant les caractéristiques de l'étape reproductive, divisé par le nombre total de cas d'âge *N*.

(Haber, 1974; Van Ballenberghe *et al.*, 1975; Pulliainen, 1982). Nos résultats pourraient être interprétés comme une preuve de cette supposition. Toutefois, la plupart des bandes de loups à l'état sauvage sont constituées principalement de plusieurs petits, du couple reproducteur et de seulement un ou deux «successeurs». Seules des bandes comptant environ plus de 10 membres au milieu de l'hiver contiendraient en général plus de un ou deux «successeurs» de chaque sexe qui pourraient éventuellement constituer des reproducteurs «supplémentaires» si un alpha était tué. Dans le cas plutôt rare de bandes plus grandes contenant plus de deux reproducteurs potentiels de chaque sexe, on s'attendrait que même si plus d'une paire de loups se reproduisent, la compétition pour les ressources entraîne en général la domination d'une paire. Nous ne prédirions donc pas une reproduction continue par plus d'une femelle dans une bande pour une période prolongée après une rupture d'équilibre due à la chasse.

Lorsque les ressources sont suffisantes pour subvenir aux besoins de plus d'une portée dans une bande ou pour créer une bande supplémentaire, il serait difficile de distinguer entre les effets d'une récolte et les processus naturels entraînant la division de la bande. Même en l'absence de récolte, des bandes peuvent se diviser en groupes distincts, des subordonnés se disperser et donner naissance à de nouvelles bandes (Fritts et Mech, 1981), ou occasionnellement deux paires au sein d'une bande élever deux portées (Harrington *et al.*, 1982).

Nous avons mis l'accent sur le rapport entre l'âge et la capacité de reproduction, en partie parce que la reproduction selon l'âge est une composante importante nécessaire pour la modélisation de la dynamique des populations d'espèces à longue espérance de vie. Bien que, d'après nos conclusions, les jeunes loups au sein d'une bande aient moins de chances de se reproduire, la reproduction ne semble pas être simplement fonction de l'âge. Il n'est pas facile de séparer les influences sociales sur la reproduction chez les loups des influences sociales sur la dispersion, la mortalité et l'immigration. De plus, la disponibilité des ressources alimentaires et la densité de la population interagissent avec des facteurs sociaux intrabande pour déterminer la proportion d'individus reproducteurs dans chaque catégorie d'âge (Packard et Mech, 1980).

Théoriquement, les antécédents et la composition de chaque bande devraient être considérés pour prédire les modifications d'une population de loups. Par exemple, une bande comptant de jeunes descendants serait plus stable qu'une bande comptant des descendants ayant atteint la pleine maturité pour la reproduction. Il se peut donc que la stabilité apparente de la bande de loups de l'Isle Royale au cours des années 1960 ait été davantage fonction de l'âge de la bande et de la constante disponibilité des proies plutôt que de mécanismes de régulation des populations dépendant de la densité. D'après les modifications survenues dans les populations de loups sur l'Isle Royale (Peterson, 1977) et au Minnesota (Mech, 1977*a*), des facteurs sociaux peuvent atténuer les réactions de la bande et des populations aux changements qui se produisent dans les populations de proies.

L'introduction de connaissances relatives au comportement social des loups dans des modèles visant à prédire le changement de population en est encore au stade initial. Zimen (1976) a proposé un modèle qualitatif décrivant la rétroaction entre des facteurs écologiques et la taille des bandes. Zimen a accepté la généralisation selon laquelle une seule partie de loups s'accouple dans une bande, et par conséquent a considéré que le comportement de ces animaux à l'accouplement n'a pas beaucoup d'importance pour prédire les changements de la taille de la bande. Haber (1977) a proposé un modèle quantitatif pour mesurer les interactions prédateur-proie dans le parc national Denali. Dans le modèle de Haber, le nombre de portées mises bas dans une bande est fonction de la taille de cette bande. Lorsqu'une bande compte plus de 15 loups, il y a plus de probabilités, selon ce modèle, qu'une portée supplémentaire soit produite, que la bande se divise et que par conséquent la mortalité augmente chez les loups qui se sont dispersés.

Les résultats de notre étude montrent que des modèles particuliers s'appuyant sur la connaissance des facteurs sociaux et écologiques qui influent sur une population de loups donnée peuvent permettre des prédictions plus précises que des modèles généralisés. Par opposition à l'approche dépendant de la densité, utilisée par Haber (1977), nous recommanderions un modèle qui tienne compte des antécédents de chaque bande et de la formation de nouvelles unités reproductrices dans une population (Fritts et Mech, 1981).

Finalement, nous espérons que des études détaillées sur la variabilité des bandes de loups à l'état sauvage et en captivité contribueront à la formulation de généralisations au sujet des tactiques comportementales adoptées par les individus qui doivent faire face à des conditions écologiques et sociales changeantes, telles qu'elles ont été indiquées par Zimen (1982). La complexité des influences sociales sur la reproduction des loups montre qu'il est difficile de déterminer les mécanismes dépendants de la densité qui agissent sur l'accroissement de la population d'espèces à espérance de vie prolongée vivant dans des groupes familiaux monogames.

6. Remerciements

Nous sommes très reconnaissants au Department of Natural Resources of Minnesota et en particulier à Lloyd Knutson et Roger Johnson pour leur collaboration. J. Anderson, R. Gaines, J. Krause, R. Langsjoen, K. Miller, K. Nilsson, M.A. Seal, J. Smith, D. Pauley et K. Wirtz nous ont fourni une aide précieuse pour recueillir les données physiologiques et comportementales. Nous remercions R. Rice qui nous a aidé à préparer le manuscrit, ainsi que les nombreuses autres personnes qui ont contribué à ce travail de diverses façons au cours de nombreuses années. Une aide financière nous a été fournie par les organismes suivants : US Fish and Wildlife Service, Wilkie Fund, Awards Committee of the Department of Ecology and Behavioral Biology, Varian Associates, les bourses universitaires du Graduate School of the University of Minnesota et par un généreux donateur qui désire garder l'anonymat

Considérations liées à la variabilité génétique et aux changements adaptatifs en matière de gestion des loups

John B. Theberge

1. Résumé

Il se peut que dans l'avenir, l'aire de répartition des loups se caractérise par une distribution plus irrégulière et des densités plus faibles des populations de proies à cause de l'intervention de l'homme. Dans la documentation, le faible degré de spéciation observé chez le genre *Canis* a été attribué à des caractéristiques pour lesquelles il faut des conditions allopatriques pour qu'il y ait spéciation. Le loup présente cependant une très grande variabilité génétique. Celle-ci peut avoir été façonnée non seulement par des conditions allopatriques restreintes, mais par un isolement génétique partiel sans barrière géographique causant une subspéciation. Chez le loup, il existe des écarts au niveau de la dispersion et de la vagilité lorsque des populations sont trop grandes ou trop petites par rapport aux ressources alimentaires, ce qui équilibre hypothétiquement les conditions allopatriques et les conditions non allopatriques. Des changements adaptatifs dus à l'isolement génétique peuvent s'effectuer trop lentement chez des loups choisis de type K pour suivre les modifications de l'environnement. La gestion des loups devrait donc viser à maintenir un certain flux génique parmi les dèmes locaux. La perte de la variabilité génétique à cause de l'endogamie dans de petites populations isolées génétiquement est également un argument en faveur du maintien du flux génique. Nous traiterons des facteurs qui agissent sur la taille minimale d'une population. À l'avenir, la gestion des loups devra essayer d'éviter une distribution de plus en plus irrégulière des loups en empêchant l'épuisement régional des proies ou la lutte à long terme contre les loups, et en maintenant une perspective de gestion sur de très grands territoires.

2. Introduction

Le présent exposé lie la gestion des loups à des plans d'enquête théoriques et hypothétiques plutôt qu'à des plans actifs d'enquête empiriques sur les modes de spéciation et sur la génétique des populations. «Personne n'a encore observé dans la nature le développement d'une nouvelle plante ou d'une nouvelle espèce animale du début jusqu'à la fin» (Bush, 1975). On trouve aussi dans la documentation des opinions divergentes au sujet des conséquences adaptatives de l'endogamie. Il s'agit donc ici d'un document théorique. Nous avons tenté de combler une lacune entre l'écologie appliquée des populations et la génétique des populations dans l'espoir de susciter entre ces deux disciplines un plus vif intérêt réciproque, ce qui ne pourrait qu'aider à la conservation de la faune.

Le but du travail est d'étudier les conséquences que nous pouvons tirer pour la conservation (gestion avisée) des loups (*Canis lupus*), de la capacité génétique de cet animal à s'adapter par le changement, et des risques inhérents à une variabilité génétique réduite. Nous étudierons ces deux sujets en nous référant à la documentation sur les modes de spéciation et la génétique des petites populations, respectivement.

La gestion de la faune a rarement tenu compte de la valeur d'adaptation génétique, en particulier dans le cas d'espèces à longévité prolongée, même si «toute stratégie pour la conservation d'une espèce donnée devrait être déterminée, en partie, par les connaissances (ou les déductions) relatives à la structure génétique de cette espèce» (Franklin, 1980, p. 135).

Le loup a été désigné comme étant l'une des espèces les plus adaptables (mis à part l'homme) dans le monde (Rutter et Pimlott, 1968; Goldman, 1944, p. 389). Jusqu'à présent, le loup a été incapable de faire face aux effets environnementaux de l'agriculture et de l'urbanisation; ceux-ci, ajoutés à l'abattage direct, ont entraîné son extermination sur la moitié de son aire de répartition en Amérique du Nord. Le reste du territoire des loups en Amérique du Nord ne sera probablement pas transformé de façon aussi radicale, mais il est possible de prévoir un accroissement important des travaux de l'industrie minière, qui s'accompagnera d'une augmentation des populations humaines. La chasse au gros gibier augmentera sans doute. Résultat : la distribution des populations de prédateurs et de proies sera de plus en plus irrégulière et, lorsque les facteurs de mortalité chez les ongulés, loin d'être compensatoires, s'ajoutent plutôt à d'autres facteurs, la densité des proies sera plus faible. Cette tendance à un épuisement régional des proies, attribuable en partie à la chasse, se manifeste déjà par le déclin de certaines espèces importantes : le caribou et l'orignal dans le nord de la Colombie-Britannique et le centre de l'Alaska, le caribou dans la partie arctique occidentale de l'Alaska, l'orignal en Ontario, le bison dans les basses-terres de la rivière des Esclaves, et le cerf de Virginie sur l'île de Vancouver et au Québec. C'est à ce genre d'avenir que le loup doit s'adapter.

3. Capacité de changement adaptatif

Auparavant, les loups de l'Amérique du Nord occupaient chaque biome et étaient la plus répandue de toutes les espèces de mammifères (Young, 1944). En tant que prédateur de gros mammifères, le loup est un «généraliste» du point de vue écologique, en ce sens qu'il a une très grande capacité d'adaptation à des milieux très différents (VanValen, 1965). Cette grande adaptabilité peut être attribuée au faible degré de spéciation du genre *Canis*, hypothèse corroborée par l'observation que toutes les espèces de ce genre dont on a établi le caryotype ont un nombre de chromosomes de $2N = 78$ (Matthey, 1973, p. 563). Un faible écart de variation dans le nombre des chromosomes est un indice de faible degré de spéciation (Bush, 1975, p. 341). Ce faible degré chez le genre *Canis* a été attribué à son mode de spéciation par allopatrie, la tendance des barrières géographiques à limiter le flux génique (Bush, 1975). Bush a décrit la spéciation allopatrique comme étant un processus relativement lent, caractéristique des espèces dotées d'un comportement d'espacement leur faisant choisir la dispersion, des territoires étendus, des habitudes alimentaires généralisées, des stratégies de type K et une grande «vagilité» [liberté de se déplacer mais définie par White (1978, p. 18) comme étant «la distance moyenne en ligne droite entre le lieu de naissance d'un individu et le lieu de sa mort»].

Bien que la spéciation ait été lente chez le genre *Canis*, on a décrit 23 sous-espèces de *C. lupus* en Amérique du Nord (Young, 1944). Parmi les mammifères canadiens, le loup occupe le deuxième rang pour ce qui est du nombre de sous-espèces, soit 17 (Banfield, 1974). Cinq autres espèces de mammifères canadiens comptant un grand nombre de sous-

Comportement social des loups dans leur habitat estival où ils se consacrent à l'élevage des louveteaux (photo : W.C. Mason)

espèces sont toutes des rongeurs, caractérisés par une très faible vagilité et des stratégies de type r, ces deux facteurs entraînant une spéciation rapide (Bush, 1975, p. 342). Bien que Jolicoeur (1959) ait conclu qu'on utilise probablement beaucoup trop de noms de sous-espèces pour le loup, il est clair qu'il existe une grande variabilité morphologique et comportementale au sein de l'espèce. L'origine de cette variabilité peut être en partie l'hybridation entre les membres du genre *Canis* au cours du pléistocène; il existait alors au moins 4 grandes espèces en Amérique du Nord (Nowak, 1978, p. 7 et 8). Une hybridation contemporaine entraînant l'existence de descendants viables a été décrite chez de nombreuses espèces de *Canis* (Gray, 1972, p. 45 à 51), facilitée sans aucun doute par la présence d'un nombre diploïde de chromosomes. Cette explication est, bien entendu, hypothétique.

Cette variabilité peut aussi avoir été modelée par plus que le simple processus allopatrique limité décrit par Bush. En général, les taux élevés de dispersion et la grande vagilité du genre *Canis*, tels qu'ils ont été indiqués par Bush, sont valables lorsqu'il y a peu de loups par rapport aux ressources alimentaires disponibles. Toutefois, dans le cas de populations denses, peu de loups se dispersent sur de longues distances; la vagilité est faible étant donné leur mobilité, et les bandes se reproduisent comme de petits dèmes semi-isolés (Mech, 1970, p. 50). Ces caractéristiques sont des éléments requis pour la spéciation sans barrière géographique, dont un certain nombre de types ont été décrits dernièrement. La spéciation peut se produire à travers un cline génétique le long d'un gradient géographique, appelé «spéciation clinale» (White, 1978) ou «spéciation parapatrique» (Bush, 1975). Elle peut aussi se produire dans des populations sympatriques dans des conditions «stasipatriques», décrites comme étant une limite du flux génique due à la présence de petites unités sociales ayant une endogamie partielle comme «lorsqu'un groupe familial devient isolé temporairement de la population principale, par exemple dans une vallée ou à la périphérie de l'aire de répartition» (Wilson *et al.*, 1975). Il est donc possible d'imaginer une sorte d'équilibre entre des conditions conduisant à une spéciation allopatrique s'effectuant partiellement par moments chez les loups, en particulier lorsque les populations sont denses, ce qui conduit à une subspéciation, mais non pas à une spéciation complète à cause d'influences contradictoires d'habitudes

alimentaires généralisées, de stratégies de type K et d'un taux périodique élevé de dispersion et de vagilité lorsque les populations sont faibles.

Quelles sont les répercussions de ces processus qui sont à l'origine de variations du central génique, pour l'avenir des loups dont les proies sont dispersées de façon irrégulière et diminuent en densité? Ces conditions environnementales auront pour résultat un isolement génétique accru, soit social soit géographique, conduisant à une variation plus rapide dans des dèmes locaux. Cette tendance pourrait être considérée comme étant avantageuse en ce sens qu'elle permet une meilleure adaptation à un habitat donné. Toutefois, dans une espèce à longévité prolongée comme le loup, il se peut que des changements locaux dans la fréquence des gènes ne puissent pas s'effectuer assez rapidement pour correspondre aux modifications environnementales locales ou régionales. L'activité de l'homme dans des milieux nordiques a rapidement modifié la réserve de proies des loups dans de nombreuses régions parce qu'elle a modifié l'habitat de ces proies, par exemple, par le débitage des bois durs de l'écotone boréal du centre de l'Ontario et par la chasse. Bien qu'il s'agisse d'une activité apprise en grande partie, la chasse des loups doit comprendre une composante génotypique (Mech, 1970, p. 138) se manifestant par des traits tels que la capture de proies, la réaction à des stimuli comme la fuite (Mech, 1970, p. 201) et probablement même dans une structure sociale comme la taille de la bande, qui varie avec la taille des proies (Mech, 1970, p. 39 à 43). Il se peut que la substitution d'espèces de proies tampons ne se fasse pas aussi rapidement que les changements dans la disponibilité des proies, comme on a pu le voir dans le parc Algonquin (Voigt *et al.*, 1976; Theberge et Strickland, 1978).

Il semble donc sage que, pour la gestion de gros mammifères tels que le loup, des biologistes visent à maintenir au moins un certain flux génique entre des dèmes locaux pour empêcher l'isolement génétique. L'échelle spatiale pour la gestion des loups doit être étendue, et ne pas s'appliquer seulement à des populations locales. Les zones locales de disparition des loups due à l'absence de proies ou à une lutte rigoureuse contre les loups ne constituent pas un avantage génétique pour l'espèce.

4. Danger d'une variabilité génétique réduite

À mesure que les populations de loups diminuent et que leur répartition devient plus irrégulière, les effets négatifs de l'endogamie pourraient probablement réduire la variabilité génétique par une perte de l'hétérogénéité. L'endogamie se manifeste par la dérive génétique dans de petites populations (Wilson et Bossert, 1971, p. 87). D'autres observations sur les effets nocifs de l'endogamie sont citées ci-dessous. «L'endogamie a des effets nocifs sur la survie et la reproduction, et elle modifie des caractères tels que le taux de croissance et la taille des adultes» (Franklin, 1980, p. 140). «Nos connaissances sur l'endogamie sont suffisantes pour expliquer la préoccupation à l'effet que toute augmentation de l'homozygotie diminue la vigueur absolue et la fécondité» (Soule, 1980, p. 160). «Il est évident que les défenseurs de l'environnement devraient considérer l'endogamie comme un anathème» (Soule, 1980, p. 158).

Shields (1982), par contre, attire l'attention sur les publications décrivant les effets bénéfiques de l'endogamie, qui permet de transmettre fidèlement des génomes parentaux qui ont fait eux-mêmes leur preuve. D'après lui, il faudrait évaluer la rentabilité de l'endogamie et il affirme, apparemment de façon arbitraire, que la marge d'équilibre pour les espèces à faible fécondité pourrait se situer entre 2 et 1000 dans le cas de populations reproductrices. Pourtant, Shields ne partage pas les préoccupations de Soule ou de Franklin au sujet de l'endogamie, même lorsque les coûts dépassent les avantages, parce qu'à l'état sauvage, la sélection peut théoriquement choisir les homozygotes mal adaptés engendrés par endogamie. La sélection, cependant, est moins rapide chez les stratèges de type K comme le loup que chez les stratèges de type r. Toute diminution de la fécondité, conséquence connue des accouplements entre individus apparentés (Soule, 1980, p. 157), même une diminution de courte durée, pourrait être catastrophique dans de petites populations.

L'ampleur de l'endogamie dans les populations de loups est inconnue. L'immigration et l'émigration entre les bandes dans une population dense sont limitées par une intolérance sociale et par une agression interbande (Mech, 1970, p. 50). L'accouplement entre les individus d'une même portée ou entre les parents et les descendants est chose connue (Mech, 1970, p. 111). Les loups ont une fécondité faible, caractéristique qui diminue la résistance à l'endogamie (Franklin, 1980, p. 50). Soule (1980, p. 160) considère qu'un taux d'endogamie de 1 % constitue un taux maximal admissible dans le cadre de programmes de conservation à court terme. Ce taux représente 50 animaux s'accouplant librement entre eux, lorsque le taux d'homozygotie par génération obtenu par l'endogamie est égal à $1/2\ N_e$, où N_e est la taille de l'effectif reproducteur (Soule, 1980, p. 160; Wilson et Bossert, 1971, p. 85 à 86). D'après Soule, même ce faible taux d'endogamie se produisant pendant 20 ou 30 générations entraînera la perte d'environ 25 % de la variation génétique d'une population et d'une grande partie de sa capacité d'adaptation aux conditions changeantes. Pour une valeur d'adaptation génétique à long terme, Franklin (1980) a proposé un effectif minimal de 500. Selon la règle du 1 % de Soule, cependant, le nombre de loups recensés nécessaire pour maintenir 50 animaux reproducteurs doit être ajusté à la hausse à cause de nombreux facteurs, dont la proportion de la population qui se reproduit, laquelle dans le tableau 1 varie de 17 à 79 % et est en grande partie fonction du degré d'exploitation. Ce nombre doit également être révisé à la hausse pour tenir compte de la proportion de loups qui s'accouplent plus d'une fois et de l'effet d'une diminution périodique de la taille de la population, étant donné qu'aucune population de loups n'est stable pour de longues périodes. En outre, plus le degré d'accouplement entre parents à l'intérieur des bandes est grand, plus il faudra considérer les bandes, plutôt que les individus, comme des unités reproductrices, ce qui augmenterait énormément le nombre de loups nécessaire. Nous ne disposons d'aucune donnée sur les populations sauvages pour pouvoir évaluer ce dernier facteur.

Tableau 1
Proportions approximatives d'animaux reproducteurs dans diverses populations de loups*

Lieu	État	Type de données	Proportion approximative de reproducteurs	Références
Michigan (Isle Royale)	Protégés	Observation	0,17	Wolfe et Allen, 1973, Allen, 1979
Alaska (Parc McKinley)	Protégés	Observation	0,22	Haber, 1977
Ontario (Parc Algonquin)	Faiblement exploités	Autopsie	0,45	Pimlott *et al.*, 1968
Minnesota (Nord-est)	Faiblement exploités	Capture	0,42	Van Ballenberghe *et al.*, 1975
Alaska	Exploités	Autopsie	0,79	Rausch, 1967

*Y compris tous les animaux âgés d'un an et plus.

Sans connaître le nombre exact, il est évident que la taille minimale d'une population de loups doit être supérieure à 50 individus, même pour satisfaire la règle minimale du 1 % pour les programmes de conservation à court terme. Les superficies requises pour contenir de telles populations sont vastes; les densités de loups varient de 1 loup par 26 à 130 km^2 dans l'écotone boréal des bois durs à 1 loup par 520 km^2 dans la région est de l'Arctique, et s'établit probablement en moyenne aux environs de 1 loup par 260 km^2 pour ce qui est du territoire canadien des loups (Theberge, 1977). En théorie, il faudrait 13 000 km^2 pour contenir 50 loups reproducteurs, compte tenu de cette densité moyenne. Ce calcul ne tient pas compte de tous les facteurs qui augmentent le nombre de loups requis au-delà de 50.

Du point de vue des gestionnaires de la faune, cette discussion sur les effets négatifs d'une endogamie intensive en arrive aux mêmes conclusions que celles que nous avons déjà tirées : la variabilité génétique est mieux maintenue s'il y a un certain flux génique entre les dèmes locaux et si l'isolement génétique est évité. Un flux génique très faible peut être suffisant pour équilibrer les effets de l'endogamie (Shields, communication personnelle), mais ce flux occasionnel peut être très important. La discussion ajoute également une dimension numérique et spatiale aux dèmes locaux, lesquels, dans le cas des loups, sont très étendus. Des populations discrètes occupant des territoires de quelques centaines à quelques milliers de kilomètres carrés doivent être considérées comme candidates à une réduction progressive de la variabilité génétique, particulièrement importante si les milieux changent rapidement, comme nous en avons déjà traité.

Les populations fondées à partir de quelques individus représentent une base génétique relativement étroite; des réintroductions périodiques de nouveaux loups peuvent être nécessaires pour élargir cette base. Il en va de même pour de petites populations partiellement isolées, telles que celles que l'on trouve sur l'Isle Royale, si l'immigration ne se produit pas naturellement pendant de longues périodes.

Ces inquiétudes au sujet de la variabilité génétique ont des conséquences importantes pour les directeurs de parcs sauvages et les gestionnaires de la faune. On doute qu'une réserve ou un parc en Amérique du Nord soient suffisamment grands pour abriter une population de loups génétiquement viable à long terme si la population est isolée, conclusion également tirée par Soule (1980, p. 163). Il est évidemment préférable que les réserves et les parcs soient plus grands, mais ils exigent, pour leur gestion, une coopération de la part des organismes voisins chargés de la conservation de la faune et de l'utilisation des terres. Cette gestion n'exige peut-être pas nécessairement une protection complète pour les loups parce que ceux-ci ont une reproduction compensatoire (tableau 1). Toutefois, si la récolte de loups est continue ou importante, leur répartition deviendra irrégulière, ce qui pourrait avoir des conséquences génétiques nocives, comme nous l'avons déjà vu.

En résumé, la théorie sur laquelle se fonde la gestion des loups doit nous permettre de reconnaître qu'il faut éviter à l'avenir une distribution de plus en plus irrégulière de ces animaux, en empêchant tout épuisement régional des proies ou toute lutte importante et à long terme contre ces prédateurs, et en maintenant sous la responsabilité des gestionnaires de très grandes superficies de terres.

Considérations génétiques importantes pour la gestion des loups et d'autres gros vertébrés : un autre point de vue

William M. Shields

1. Résumé

Dans la nature, il semble que les loups soient intrinsèquement philopatriques. Cette limite à la dispersion provoque la subdivision de mégapopulations de loups en dèmes semi-isolés, relativement petits, dans lesquels l'accouplement se fait au hasard et où le flux génique entre les dèmes est de faible à modéré. La structure génétique observée est conforme à la notion selon laquelle les loups et d'autres vertébrés à faible fécondité devraient se croiser de façon optimale à une certaine intensité d'endogamie intermédiaire. Il est vraisemblable qu'une telle structure de population reproductrice augmente ou maintienne l'adaptation locale, maintienne ou augmente la variabilité génétique à l'échelle de l'espèce, et augmente ainsi la capacité de l'espèce à réagir du point de vue génétique au flux environnemental par le processus de déplacement de l'équilibre de Wright. En ce qui concerne la gestion, cette structure peut signifier qu'il faudrait maintenir un nombre élevé d'individus dans les mégapopulations de loups, permettre un faible degré naturel de flux génique entre les dèmes voisins ou le maintenir, et veiller à ce qu'il n'y ait pas une exogamie importante lorsque de nouvelles populations colonisent une niche vide mais appropriée.

2. Introduction

Dans la présente publication, il est évident que Theberge attire l'attention sur le fait que «l'on s'est peut-être trop peu intéressé à des considérations génétiques dans la gestion de la faune». Ses observations sont fortement fondées sur la tentative de Soule et de Wilcox (1980) visant à remédier à cette situation. Ces derniers ont encouragé cette orientation en réunissant en un seul volume les idées de divers experts dans le but de fournir un point de vue génétique plus marqué et finalement évolutionnaire, qui aboutisse à une biologie de la conservation plus complète. L'apport valable de Theberge montre que Soule et Wilcox ont réussi à entreprendre cet important processus d'intégration.

À la suite de Theberge (et de Soule et Wilcox), nous visons également à étudier la théorie génétique et évolutionnaire actuelle, dans l'espoir d'en tirer des conclusions qui pourraient servir à la gestion des loups (*Canis lupus*), et théoriquement, d'autres gros vertébrés. En procédant de cette façon, nous attirerons l'attention sur d'autres interprétations de certains arguments invoqués par Soule et Wilcox (1980) et développés par Theberge (présente publication). Prises conjointement, les critiques et les autres opinions qui leur sont associées peuvent fournir un terrain pour différentes suggestions au sujet de la conservation des loups et d'autres gros vertébrés.

3. Capacité de changer pour s'adapter

Selon Theberge, «la vagilité [différente de la mobilité et que White définit (1978, p. 18) comme étant 'la distance moyenne en ligne droite entre le lieu de naissance d'un individu et le lieu de sa mort']» est un facteur déterminant de la structure de la population et donc de la capacité d'évolution. Toutefois, son affirmation voulant que les loups soient caractérisés tantôt par une faible vagilité (dans des populations denses) et par une vagilité élevée (dans des populations éparses), et donc par une structure de population changeante, ne tient pas compte de l'importance des densités locales lorsqu'il s'agit d'établir la structure de la population. C'est la dispersion effective (distances de dispersion absolues, c'est-à-dire la vagilité divisée par le diamètre moyen du territoire) et non pas la vagilité *en elle-même* qui détermine la taille du dème, et qui constitue donc une composante importante de la structure des populations (consulter Wright, 1977, 1978; Greenwood, 1980; Shields, 1982).

Ainsi que Theberge l'a indiqué, les loups sont des organismes extrêmement philopatriques lorsqu'ils sont dans des populations denses occupant des niches saturées. Il y a peu ou pas de dispersion, les individus demeurant en général dans leur bande natale et s'accouplant souvent entre membres de la même fratrie ou entre parents et rejetons. Les quelques individus qui tentent de s'éloigner en sont généralement empêchés par l'intolérance sociale agressive des membres de la bande qui, comme on le sait, tuent les «étrangers» qui veulent s'éloigner (Mech, 1970; Fritts et Mech, 1981). Une telle philopatrie et intolérance sociale provoquent la formation de petits (N_e <25) dèmes semi-isolés (= bandes), et des taux relativement élevés d'endogamie (Mech, 1970; Shield, 1982).

Par contre, Theberge prétend que les loups appartenant à des populations de faible densité sont caractérisés par une vagilité relativement élevée. Bien que, dans ces conditions, les loups s'éloignent de leur bande natale, ils colonisent souvent (4 cas sur 7) des niches vides appropriées adjacentes à leur territoire natal (Fritts et Mech, 1981). Les populations éparpillées ayant un territoire beaucoup plus grand que celui des populations denses, les individus qui s'éloignent davantage doivent parcourir des distances absolues beaucoup plus impressionnantes à mesure qu'ils rencontrent des niches occupées ou inappropriées avant de s'établir dans la zone convenable la plus proche, qui n'est pas occupée. Malgré les distances relativement grandes en cause, ces loups s'éloignent rarement de plus de trois ou quatre territoires à partir de leur zone natale ou de capture (Fritts et Mech, 1981). Parce que la densité est faible et la taille de la bande, petite, et que la dispersion efficace demeure du type philopatrique, la population clairsemée de loups, comme les populations denses, se croise dans des dèmes petits (N_e <50) semi-isolés et par conséquent dans des dèmes relativement consanguins (bien que la probabilité d'inceste soit plus faible).

Le système de dispersion philopatrique propre à tous les loups semble donc conforme aux prédictions voulant que la philopatrie soit caractéristique des vertébrés à faible fécondité en général, comme mécanisme assez précis qui permet d'obtenir un taux optimal de consanguinité (Shields, 1982). Ainsi que Theberge l'a indiqué, la grande variabilité génétique et le nombre relativement important des sous-espèces de loups mentionnées sont plus conformes à l'opinion selon laquelle les loups, par nature, s'accouplent entre eux dans de petits dèmes qu'à l'idée (par exemple, Bush, 1975) qu'ils sont toujours hautement vagiles. La philopatrie et l'intolérance sociale qui caractérisent en fait les loups semblent permettre peu, s'il y en a, de dispersions réussies sur de longues distances, au moins dans des conditions naturelles (Fritts et Mech, 1981).

Wright (1931, 1977), dans ses travaux classiques, a d'abord prétendu que seule une

structure de population fragmentée maximiserait le potentiel d'évolution d'une espèce (voir également Franklin, 1980, p. 146, et Soule, 1980, p. 166). Une panmixie naturelle ou artificielle (par un flux génique forcé) ne conduit pas à une évolution ou à une réaction rapide à des milieux modifiés ou changeants. C'est la subdivision résultant de l'endogamie dans de petits dèmes semi-isolés qui produit et maintient mieux une variabilité importante à l'échelle de l'espèce en tant que moyen de protection contre le flux environnemental. Toutefois, ce n'est pas nécessairement là la fonction adaptative de l'endogamie, laquelle peut être favorisée à cause de ses effets conservateurs au sein des dèmes (Shields, 1982). Comme Theberge l'a fait remarquer, c'est également la subdivision qui permet et encourage l'établissement de dèmes adaptés localement (Baker et Marler, 1980), lesquels peuvent être nécessaires dans des milieux ordinairement hétérogènes.

4. Danger d'une variabilité génétique réduite

Le second thème étudié par Theberge nous montre comment une gestion irréfléchie des loups peut augmenter le degré d'endogamie, c'est-à-dire réduire la valeur de N_e suffisamment pour provoquer des diminutions importantes et nocives de la variabilité génétique de l'espèce, de même qu'une dégénérescence consanguine accrue. La variance génétique d'une espèce (mégapopulation) peut être divisée de la façon suivante : 1) celle qui survient entre les dèmes (polymorphisme à l'échelle de l'espèce), 2) celle qui se produit entre les individus du dème (polymorphisme au niveau de la population), et 3) celle qui se manifeste entre les allèles chez les individus (hétérozygotie individuelle). La baisse théorique de la variabilité associée à la consanguinité dans de petites populations assume une neutralité allélomorphe, c'est-à-dire que la sélection naturelle ne fait pas de distinction entre divers génotypes et allèles possibles et ainsi ne compense pas les effets de la dérive génique (Crow et Kimura, 1970; Wright, 1977, 1978).

Si nous acceptons cette hypothèse, alors l'endogamie ne réduira pas la variance génétique totale d'une espèce étendue au point de diminuer son potentiel d'évolution. Si une mégapopulation assez importante ($N > 1000$) est subdivisée en petits dèmes (même $N_e < 50$) partiellement ou même totalement isolés, l'accouplement consanguin aléatoire provoquera la dérive génique et réduira les composantes de la variation au niveau de l'individu et au niveau du dème. Les individus auront tendance à être homozygotes et les dèmes à fixer un seul allèle à tous les loci, ce qui réduit apparemment la variabilité. La variance génétique de toute l'espèce, cependant, sera maintenue étant donné que les différents dèmes fixeront des allèles différents aux mêmes fréquences que celles de l'allèle initial dans la mégapopulation (Crow et Kimura, 1970; Wright, 1969, 1977). Dans le cas d'une espèce assez étendue et abondante comme les loups, les subdivisions ne diminueront pas la variabilité de l'espèce, mais ils la redistribueront, étant donné que toute perte de variabilité au niveau des individus ou du dème sera compensée par des gains équivalents dans la variabilité entre les dèmes. Dans la nature, des pertes irréversibles de variants génétiques et un potentiel évolutionnaire réduit ne sont attendus que dans le cas d'espèces vraiment rares ou en danger dont la mégapopulation est suffisamment petite pour correspondre à un seul dème. De plus, ainsi que Theberge l'a proposé, si des allèles sont neutres et qu'il y a de nombreux dèmes, alors de très faibles taux de migration interdèmes (même un ou deux migrants par génération, que cette migration soit naturelle ou artificielle) peuvent régénérer ou maintenir des taux élevés de variabilité individuelle et au niveau du dème, même en présence d'une importante endogamie (Franklin, 1980, p. 146; Shields, 1982).

À la suite de Franklin (1980) et de Soule (1980), Theberge a insisté sur les dangers de la dégénérescence consanguine de même que de la dérive génique malgré l'incompatibilité logique des deux phénomènes. Contrairement à la neutralité nécessaire pour qu'il y ait dérive génique, la dégénérescence consanguine suppose que la sélection naturelle fait la distinction entre différents allèles ou génotypes ou entre les deux. L'endogamie devrait diminuer la valeur adaptative en produisant des phénotypes moins favorables plus souvent que l'exogamie et ce, de la façon suivante : premièrement, en démasquant les gènes récessifs délétères; deuxièmement, en diminuant l'hétérozygotie, phénomène lui-même avantageux à cause d'une certaine forme de sélection hétérotique, ou troisièmement, l'action des deux phénomènes simultanés (Franklin, 1980; Soule, 1980; Crow et Kimura, 1970).

Le problème de la mise au jour des récessifs délétères est plus grave lorsqu'une espèce, qui normalement pratique l'exogamie (accouplement aléatoire dans une grande population), qui masque et donc accumule de tels récessifs, est alors obligée de pratiquer l'endogamie (Lerner, 1954). Il est presque universellement admis que des individus normalement endogames n'accumulent pas ce type de gène récessif parce qu'ils engendrent des homozygotes soumis à une sélection plus rapidement et plus souvent que des individus exogames (Franklin, 1980; Soule 1980). Donc, une espèce normalement endogame devrait être moins exposée à une dégénérescence consanguine au moins en théorie, une déduction amplement confirmée par des données provenant de diverses espèces endogames (Soule, 1980, p. 158; Shields, 1982). Comme les loups, et de nombreux autres gros vertébrés ou vertébrés volants, semblent pratiquer l'endogamie dans la nature dans des dèmes relativement petits et semi-isolés, par exemple les chevreuils (Smith, 1979) et le *Parus major* (Van Noordwijk et Scharloo, 1981), ils ne devraient pas souffrir beaucoup de la manifestation de gènes récessifs délétères. De plus, si n'importe quelle forme de sélection hétérotique se produit, elle peut maintenir des taux relativement élevés d'hétérozygotie individuelle et de variabilité au niveau du dème, même en présence d'un croisement consanguin important et en l'absence de flux génique (Wright, 1969, 1977). Les espèces où il y a croisement des individus d'une même souche (y compris les plantes autogames), dont la liste a été établie par Soule (1980, tableau 1 et p. 156) et qui sont plus variables que les théories de dérive génique neutres, montreraient que la coexistence d'une assez grande variabilité chez les individus et dans la population et d'une endogamie intensive n'est pas simplement une

possibilité théorique. Shields (1982) analyse en détail les conséquences de l'endogamie.

5. Conclusions et conséquences pour la gestion

Theberge et d'autres chercheurs (Ralls *et al.*, 1979) semblent être d'accord avec l'affirmation de Soule (1980, p. 158) selon laquelle il est évident que les défenseurs de la faune doivent voir l'endogamie comme un anathème. Si l'on se fonde sur la dispersion des loups et leur comportement social dans la nature, il semble que ces animaux préfèrent se reproduire dans des dèmes assez petits et semi-isolés (pour des conclusions semblables au sujet de divers vertébrés mobiles, voir Wright, 1977, 1978; Baker et Marler, 1980; Shields, 1982). Pour les loups, l'endogamie ne semble pas être un anathème mais plutôt un mode de reproduction qui leur permet de s'adapter à leur milieu naturel. Ce fait ne veut pas dire qu'un degré extrême d'endogamie n'est jamais mauvais; Theberge et ses collègues ont certainement raison de nous mettre en garde contre ses dangers. Toutefois, compte tenu d'une hétérosis suffisante ou d'une sélection dépendante de la fréquence ou même d'une neutralité accompagnée d'un degré minimal de flux génique, même des organismes pratiquant une endogamie intensive peuvent maintenir une hétérozygotie individuelle et une variabilité à l'intérieur d'un dème. Même en l'absence de flux génique et de sélection, une espèce assez répandue, subdivisée en de nombreux petits dèmes apparentés et isolés, maintiendra encore une variabilité à l'échelle de l'espèce malgré le degré élevé de dérive génique, laquelle est responsable d'une variabilité moindre au niveau individuel et au sein du dème. Il y a donc peu de raisons de supposer que l'endogamie entraînera nécessairement une diminution du potentiel d'évolution d'une espèce. Nous avons vraiment lieu de croire le contraire (Wright, 1931, 1977).

Bien que la dégénérescence des individus d'une même souche soit une réalité chez de nombreuses populations végétales et animales domestiques utilisées en laboratoire, elle est moins évidente dans des populations naturelles de vertébrés que l'on dit exogames. Si l'on étudie de près un grand nombre de ces derniers, par exemple le loup, on constate que ceux-ci sont réellement assez apparentés. Il est probable que l'endogamie occasionnera un coût au niveau de l'augmentation des charges de ségrégation, mais elle peut aussi avoir un avantage important en maintenant des jeux d'allèles coadaptés qui seraient rompus par une plus grande exogamie (Shields, 1982). Que même une faible exogamie puisse provoquer une dégénérescence mesurable de la valeur d'adaptation (une charge de recombinaison), ce fait a été démontré en théorie (Williams, 1975; Maynard Smith, 1978) et en pratique, par exemple, chez *Parus major* (Van Noordwijk et Scharloo, 1981). On croit même que l'imprégnation sexuelle peut agir sur le principe «d'écart optimal», lequel permet d'assurer des degrés optimaux d'endogamie (Bateson, 1978, 1979). Finalement, nous signalons ici que contrairement à Theberge, nous avons avancé que des adaptations favorisant un degré d'endogamie donné, une dispersion philopatrique ou une imprégnation sexuelle ou sociale accompagnées de leurs aversions ou préférences, ne se manifesteront que lorsque les avantages seront supérieurs aux inconvénients. Le fait que les coûts soient évidents tandis que les avantages peuvent être plus difficiles à prouver peut embrouiller cette question.

Ni les implications théoriques d'une endogamie optimale ni le fait que les loups semblent être assez apparentés n'obviennent aux propositions faites par Theberge pour la gestion des loups. Il est certainement vrai que plus la zone gérée est grande, plus grande est la mégapopulation et, par conséquent, plus la population de loups est en bonne santé. De plus, même en présence d'un optimum d'endogamie relativement intense, il peut y avoir des cas où un flux génique artificiel pourrait être avantageux pour les loups, soit de façon générale, soit en particulier. Si les conditions du milieu devaient se dégrader au point où l'effectif des mégapopulations diminuerait et où les individus seraient plus isolés ou même éliminés, alors des animaux transplantés pourraient réduire les problèmes démographiques et génétiques associés aux petites populations ou aux niches écologiques vides mais appropriées.

Bon nombre de ceux qui nous ont mis en garde contre les dangers de l'endogamie (Theberge, présente publication; Soule, 1980; Ralls *et al.*, 1979; Senner, 1980) pourraient être, et ont été, interprétés comme suggérant que les individus transplantés soient choisis de façon aléatoire ou consciemment parmi des individus non apparentés ou apparentés de loin, de telle sorte que l'infusion de nouveaux gènes soit maximale. Dans le cadre d'une endogamie optimale, il serait peut-être plus efficace d'imiter plus étroitement l'équilibre observé dans la nature. Dans le cas du loup, le transfert d'un petit nombre (par rapport à l'effectif de la population cible) d'individus étroitement apparentés, c'est-à-dire entre les animaux transplantés et avec la population cible (probablement en choisissant les individus à transplanter dans des dèmes qui soient à la fois très proches et viables ou florissants), pourrait fournir des avantages maximaux.

En transplantant des bandes existantes, ou du moins des couples reproducteurs, la compatibilité sociale et génétique des individus transférés serait assurée. De tels individus se reproduiraient vraisemblablement dans les nouvelles régions avant que l'on puisse observer un flux génique. Ce fait permettrait un premier dépistage environnemental de leur adaptation, ou manque d'adaptation, aux conditions locales sélectives, avant que le central génique cible ne puisse être touché et peut-être rompu par un flux génique quelconque. La probabilité d'une telle rupture serait réduite, mais non éliminée, en choisissant les immigrants dans des régions avoisinantes. Une fois qu'il y a eu reproduction, les pressions exercées par la population et la dispersion naturelle de la progéniture résultante produiraient de bons effets démographiques ou génétiques utiles pour les gestionnaires.

Le flux génique moins perturbateur engendré par un tel programme submergerait probablement moins les coadaptations écologiques et génétiques tant de la population cible que de la population immigrée, et produirait plus vraisemblablement de nouveaux génomes hybrides qui seraient intrinsèquement coadaptés et compatibles avec les conditions locales du milieu que dans le cas d'une approche moins équilibrée. Il y aurait alors production de trois

génomes distincts et probablement concurrents, soit : la population cible, la population d'immigrés et un sous-ensemble de leurs hybrides. La sélection naturelle pourrait alors déterminer lequel des trois serait en mesure de maintenir une population de loups en bonne santé dans la zone cible.

Par contre, un degré élevé de flux génique forcé par la transplantation d'un plus grand nombre d'individus moins apparentés réduirait ces possibilités. Un grand nombre de migrants (à moins qu'ils ne soient intrinsèquement isolés par un mécanisme comportemental, comme une imprégnation sexuelle des dialectes olfactifs qui permet ou favorise un accouplement dans le dème malgré la sympatrie; Shields, 1982) engendrerait probablement seulement une population hybride, de telle sorte que la valeur potentiellement plus grande des deux stocks géniques parentaux (en particulier les migrants d'une population abondante) dans la zone cible ne peut pas être évaluée par le gestionnaire ou la sélection naturelle. De la même façon, si les migrants n'étaient pas assez apparentés, soit entre eux ou à la population cible, l'effet sur l'hybridation serait vraisemblablement une dégénérescence exogame importante, et, par conséquent, il n'y aurait plus la possibilité d'un flux génique avantageux, et il serait plus probable que le dème résultant montre une viabilité réduite (Shields, 1982).

Notre conclusion est plus une mise en garde. Bien que des considérations génétiques et évolutionnaires soient vraisemblablement des éléments utiles, sinon nécessaires, d'une bonne gestion de toute espèce de vertébrés, la théorie de l'évolution n'est pas monolithique par rapport à ses répercussions en matière de gestion. Il nous faudra sans doute plus de données avant que nous puissions élaborer une bonne théorie de la biologie de la conservation.

Le hurlement des loups — Expérience d'interprétation dans le parc Algonquin

Dan Strickland

1. Résumé

Le présent document traite de la mise au point de la technique du «hurlement des loups» comme moyen de localiser les loups à des fins de recherche dans le parc Algonquin en Ontario. Il décrit également l'utilisation ultérieure de la technique à des fins d'interprétation, s'attachant notamment à la logistique nécessaire pour guider un grand nombre de véhicules et de personnes au cours de sorties pour entendre des loups. De 1963 à 1980, 40 hurlements de loups pour le public ont été organisés dans le parc. Au total, 38 477 personnes (moyenne de 962 par sortie) ont participé à cette activité. Les loups ont répondu lors de 55 % des tentatives. Cette initiative est un moyen très efficace de faire connaître les loups à beaucoup de personnes et a contribué, directement ou indirectement (par des reportages détaillés sur le programme dans les médias), à rehausser l'image du loup.

2. Introduction

Le présent document vise à décrire l'utilisation du «hurlement des loups», c'est-à-dire le déclenchement du hurlement chez les loups par l'imitation de leur cri, comme technique visant à initier un grand nombre de personnes aux loups sauvages dans le cadre de programmes d'interprétation, en particulier dans le parc provincial Algonquin.

La technique s'est développée à partir de son utilisation initiale comme moyen de localiser les loups à des fins de recherches à la fin des années 1950 et au début des années 1960. La présence de la Station de recherche faunique ainsi que d'une importante population de loups dans la région vaste et assez inviolée du parc provincial Algonquin a amené le gouvernement de l'Ontario à choisir ce territoire comme milieu d'étude dans le cadre d'un programme de recherches sur les loups, dirigé par le regretté Doug Pimlott. Par cette étude (Pimlott *et al.*, 1969), on tentait de comprendre la distribution, les déplacements, la reproduction et les habitudes alimentaires des loups ainsi que les incidences sur les espèces proies dans le parc Algonquin.

Afin de repérer les loups en forêt au cours de l'été, Pimlott (interview inédite du 11 janvier 1979, archives du musée du parc Algonquin) a adopté la suggestion de Yorke Edwards, actuellement directeur du musée provincial à Victoria (C.-B.), d'utiliser des hurlements enregistrés. W.W.H. Gunn, le célèbre enregistreur de chants d'oiseaux, a été chargé de mettre sur bande magnétique les cris de loups, de coyotes et de coyotes-chiens (hybrides) en captivité à la Station de recherche faunique. En août 1959, lors du tout premier essai, des loups sauvages ont répondu à l'enregistrement. La mise au point ultérieure de cette technique, à l'aide d'enregistrements et d'imitations humaines, a été examinée par Pimlott (1960, rapport inédit d'une communication présentée à la 22e Conférence sur les pêches et la faune du Midwest, Toronto) et par Pimlott *et al.* (1969). Par la suite, la technique a été utilisée pour étudier non seulement les déplacements et les moeurs des loups en été (Joslin,1967; Voigt, 1973; Carbyn, 1975*a*), mais également la signification biologique du hurlement lui-même (Theberge et Falls, 1967).

D'autres personnes s'étaient déjà rendu compte que les hurlements humains peuvent amener les canidés à répondre. Tolstoï en parle dans son oeuvre classique «Les Cosaques», et, lors d'un récent voyage en Australie, j'ai appris d'habitants de l'intérieur que leur efficacité avec les dingos (*Canis dingo*) est «bien connue».

L'utilisation du hurlement de loups à des fins d'interprétation dans le parc Algonquin a été rendue possible par le très grand nombre de campeurs (environ 100 000 par année) dans les campings organisés le long de la route 60, qui traverse le coin sud-ouest du parc sur une distance de 55 km. Plusieurs conférences sur les loups, présentées par Pimlott à des salles archicombles, ont témoigné de l'intérêt d'une foule de campeurs qui avaient entendu des loups (ou des chercheurs) hurler dans le parc. Toutefois, quand le bulletin du parc, *The Raven*, a invité les campeurs à participer à une «soirée d'écoute des loups» le 17 août 1963, personne au sein du personnel du parc n'aurait pu imaginer qu'il se présenterait un grand nombre d'intéressés. En fait, la participation a été extrêmement importante. Les quelques membres du personnel qui se sont rendus nonchalamment au lieu de rendez-vous ont trouvé un embouteillage de 180 véhicules et de 600 personnes. Quand l'ordre a été rétabli, le premier «hurlement de loups pour le public» de l'histoire a démarré. Chose étonnante, étant donné le manque de planification, cette première sortie a connu un succès marginal car elle a déclenché une faible réponse d'un loup, mais la notion du succès n'était pas pertinente si l'on considère que la démonstration du grand intérêt du public a alors été faite. Les organisateurs de la sortie ont également appris qu'ils peuvent compter sur un degré surprenant de patience et de coopération des participants, tant est vif leur désir de ne pas compromettre leurs chances d'entendre des loups.

Malgré ces premières indications, les hurlements de loups pour le public n'ont pas été intégrés immédiatement au programme d'interprétation du parc Algonquin. Des sorties ont eu lieu en 1964 et 1965, mais les problèmes organisationnels ont été de taille et les succès minimes, en partie parce que peu ou pas de relevés avaient été faits avant les sorties et en partie parce que la population de loups près de la route 60 avait été largement éliminée lors d'une étude antérieure visant à déterminer la structure selon l'âge et le sexe de la population observée, dans le cadre du programme de recherches sur les loups. En fait, aucun hurlement de loups n'a été organisé de 1966 à 1968. Ils n'ont repris qu'en 1969 et se sont poursuivis presque sans interruption jusqu'à ce jour.

Il y a deux catégories de hurlements de loups dans le parc Algonquin. Les hurlements de loups pour groupes spéciaux sont des sorties non annoncées publiquement, organisées à la demande de groupes particuliers (en général des écoliers, des membres de clubs de naturalistes ou des participants à des conférences scientifiques). Ces groupes réunissent quelque 20 à 60 personnes et sont guidés par un ou deux membres de notre équipe de naturalistes. En général, nous accompagnons cinq groupes de ce type par année et nous estimons que, depuis le début des années 1970, nous en avons organisé 65 (réunissant environ 1700 participants).

Cependant, les hurlements de loups pour groupes spéciaux sont peu importants comparativement à ceux destinés au grand public, qui ont attiré beaucoup d'attention en Amérique du Nord et ont fait connaître le loup à des mil-

liers de gens pour la première et unique fois dans leur vie. Depuis le début, y compris la saison 1980, 40 sorties pour le public (total de 38 477 participants, soit une moyenne de 962) ont été organisées dans le parc Algonquin. Des loups ont été entendus lors de 55 % des sorties.

Les chiffres de participation révèlent deux faits. D'abord, sans les hurlements de loups pour le public, rares sont ceux parmi les 38 477 participants qui auraient entendu des loups, même si ces personnes campaient dans un parc reconnu pour ses loups. Ensuite, nous présentons régulièrement en soirée des programmes illustrés sur les loups (sans que de véritables animaux soient entendus), mais, même s'ils ont reçu une meilleure publicité que les sorties pour le public, ces programmes n'ont attiré que 332 personnes en moyenne, soit un tiers du public moyen des hurlements de loups. En d'autres termes, la remarquable popularité des sorties peut être attribuée à un extraordinaire désir des participants d'entrer en contact direct avec des loups.

Nous ne doutons pas que les hurlements constituent une façon dramatique de faire connaître les loups à un grand nombre de personnes et, grâce au diaporama qui fait partie intégrante de chaque sortie, ces séances situent efficacement l'expérience dans le contexte de l'écologie des loups.

Au parc Algonquin, nous avons des séances d'interprétation, y compris des programmes en soirée, tous les jours de la semaine, mais nous n'organisons des hurlements de loups qu'une fois tous les sept jours au plus. Malgré leur importance, les loups ne constituent qu'un seul aspect du parc Algonquin et nous ne voulons pas que notre programme d'interprétation en traite à l'exclusion de tout autre. Pour diverses raisons de logistique (p. ex. la répartition des jours de congé), nous désignons une journée (traditionnellement le jeudi) au cours de laquelle une sortie est *possible*. Cependant, la séance n'a lieu que si nous avons entendu des loups la veille à un endroit approprié, souvent un lieu de rendez-vous. À cela il y a plusieurs raisons : avec un groupe de 1000 personnes, par exemple, il est plutôt difficile de faire plus d'un ou deux arrêts et, par conséquent, il nous est impossible de chercher les loups pendant l'excursion; cette pratique évite de donner de faux espoirs aux participants et réduit les efforts improductifs et les frais. Cependant, il s'ensuit qu'au cours d'une année donnée, il se peut qu'aucune sortie ne soit organisée ou qu'il y en ait jusqu'à cinq. De même, nous n'annonçons jamais une sortie avant le matin du jour où elle a lieu. Cette situation est frustrante pour les personnes qui aiment planifier leurs visites, mais elle évite au personnel de s'engager à faire des sorties qui seraient presque certainement vouées à l'échec.

Il est donc évident que la première étape dans l'organisation d'un hurlement de loups pour le public est la recherche des loups. À cette fin, deux équipes de «hurleurs» (comprenant chacune deux naturalistes en emploi d'été) font une sortie les mardis et mercredis soir, de la dernière semaine de juillet à la dernière semaine d'août, s'il y a lieu. Entre elles, les deux équipes couvrent les 80 km de routes publiques et de routes secondaires du parc. Les naturalistes hurlent à chaque endroit propice et ne reviennent qu'après trois ou quatre heures. Nous limitons nos efforts à un contrôle périodique quand nous découvrons une bande appropriée à un lieu de rendez-vous, mais nous revenons à une recherche d'envergure lorsque la bande se déplace.

Quand nous entendons une bande comprenant des louveteaux à un endroit propice le mercredi soir, nous commençons le lendemain matin les préparatifs de sortie. L'une des premières étapes consiste à placer des affiches préparées à l'avance dans les bureaux, les toilettes, les chalets, etc., du camping, tâche qui requiert deux personnes travaillant séparément toute la matinée et ayant chacune un véhicule. En outre, le téléphone est généralement très occupé parce qu'au cours des semaines et des jours précédant la saison de hurlement des loups, nous conseillons aux gens de nous appeler le jeudi pour savoir si une sortie doit avoir lieu en soirée. Les autres préparatifs comprennent le rassemblement de quatre à six véhicules équipés d'une radio, la planification des déplacements et des tâches de chacun des 12 à 16 membres de l'équipe responsable de la sortie, ainsi que la dactylographie et l'impression du «plan de bataille» de deux pages. Il peut également être nécessaire de visiter le lieu de hurlement pour prendre certaines mesures, effectuer parfois des travaux mineurs de voirie et déterminer le meilleur emplacement pour les véhicules au moment opportun. Tous ces détails demandent l'équivalent d'une journée de travail d'une personne.

Une heure et demie avant le début prévu du hurlement des loups, tout le personnel participant se réunit au musée du parc. Nous revoyons toute l'opération en nous assurant que tous comprennent leur rôle, et nous distribuons l'équipement, soit des walkies-talkies, des gilets de sécurité phosphorescents et des lampes de poche (du type utilisé par les équipes aéroportuaires au sol).

Au théâtre en plein air, le personnel accomplit plusieurs tâches, y compris le dénombrement des voitures, la direction de la circulation et la répartition des véhicules arrivants de façon que le plus grand nombre possible puissent se garer simultanément, ce qui évite un embouteillage sur la route. Nous devons également être prêts à refuser des gens quand le terrain est rempli (environ 370 véhicules transportant 1500 personnes). Lors d'une sortie en 1971, nous avons dû refuser l'entrée à 1000 campeurs déçus.

Après la bienvenue officielle, un membre du personnel fait une présentation illustrée d'environ 30 minutes sur les loups du parc Algonquin, c'est-à-dire leur biologie, leur écologie, leur gestion et leur historique, ainsi que sur le programme de recherche et la mise au point de la technique du hurlement. La présentation comprend un court extrait de film sur le hurlement des loups ainsi qu'un enregistrement d'une bande répondant à des hurlements humains. De tout évidence, nous ne garantissons pas aux participants qu'ils entendront de véritables hurlements plus tard dans la soirée, mais nous leur indiquons que nous tenterons d'appeler des loups à un endroit où ils se sont fait entendre la veille. Nous terminons la présentation au théâtre en plein air en décrivant brièvement les recherches et les préparatifs qui ont rendu la sortie possible. Nous donnons aux participants les instructions qui doivent être suivies pour que la soirée soit réussie, et nos hurleurs font une démonstration des hurlements individuels et en groupe qui seront employés

L'imitation du hurlement des loups par l'homme entraîne une réponse de ces derniers. Cette réaction a fait l'objet de programmes d'interprétation dans le parc provincial Algonquin en Ontario (photo : Scot Stewart)

plus tard. Tous les renseignements et les instructions doivent être donnés au théâtre en plein air parce qu'il est impossible de parler au groupe au lieu de hurlement.

Prendre la route pour appeler les loups semble simple à réaliser, mais de nombreux détails complexes doivent être pris en compte pour qu'une sortie de cette importance se déroule sans incident.

Certains des plus importants aspects de logistique sont les suivants :

1. La période la plus courte de démarrage pour une file de 250 automobiles (c.-à-d. 1000 personnes) est d'environ 20 minutes. Cela signifie que la dernière voiture commence à avancer 20 minutes après le départ de la première. Cette période serait beaucoup plus longue si les automobilistes n'avaient pas d'abord été priés de reculer dans les emplacements de stationnement.
2. Il est essentiel que le personnel soit disponible pour diriger la circulation à chaque tournant de la route. Bien que les conducteurs aient tous été avertis de suivre la voiture devant eux, des écarts se créent quelquefois, et, sans une direction adéquate, un bon nombre de véhicules pourraient s'égarer. Les contrôleurs de la circulation doivent pouvoir quitter leur poste une fois leur tâche terminée. Cela signifie qu'il doit y avoir de la place dans un véhicule pour les conduire à un nouveau point du parcours et les y reprendre.
3. Une file de 250 véhicules, même si elle se déplace à seulement 50 km/h, s'étend sur 10 km au moins. Étant donné qu'aucun conducteur ne peut voir tout ce qui se passe, il est essentiel d'avoir une communication radio entre la tête et la queue de la file ainsi qu'à d'autres points clés.
4. Pour des raisons pratiques, il importe que la longue file de véhicules s'arrête de façon que la partie centrale soit près du lieu de hurlement. Connaissant le nombre des véhicules et la longueur occupée lorsqu'ils sont garés (environ 0,7 km par 100 véhicules), nous pouvons déterminer où le véhicule de tête doit s'arrêter. Habituellement, nous séparons la file en deux et nous faisons faire demi-tour au groupe de tête à un point approprié pour que les deux groupes soient à une distance équivalente du lieu de hurlement.
5. Quand le hurlement a lieu le long d'une route ouverte au grand public, des véhicules du personnel doivent être stationnés au-delà de chaque extrémité de la file de voitures garées pour intercepter la circulation et soit retenir les automobilistes pendant qu'on tente d'appeler les loups, soit les faire avancer (avec prudence) avant qu'une tentative ne soit faite.

Un hurlement de loups pour le public peut ressembler davantage à un exercice de direction de la circulation qu'à une expérience dans la nature. En fait, malgré la présence de peut-être 1000 personnes et 250 voitures, les sorties sont extrêmement populaires. Le défilé des voitures dans la sombre nuit du parc Algonquin ajoute au plaisir de l'aventure. La patience des participants, qui attendent en silence les derniers arrivés, témoigne du désir des citadins de retrouver la nature.

Quand un choeur de loups présent quelque part dans la nature environnante répond aux hurlements humains, les participants sont profondément émus, sans doute pour longtemps. À mon avis, aucune autre activité d'interprétation ne transmet aussi efficacement le concept de la faune et de sa place dans le système naturel.

Il est intéressant d'examiner les hurlements de loups pour le public dans le contexte de l'évolution des attitudes envers le loup. Aux débuts du parc Algonquin, la destruction des loups était considérée comme un objectif normal et souhaitable. Le surintendant du parc Algon-

quin de 1898 à 1922, George Bartlett, écrivait régulièrement, pour le magazine «Rod and Gun», des articles ayant pour titre, par exemple, «Comment détruirons-nous les loups?» (Bartlett, 1909). Il semble qu'à l'époque, l'utilisation de poison constituait la seule controverse.

L'étape suivante dans l'évolution de l'attitude du gouvernement ontarien face aux loups a été le lancement du programme de recherche sur les loups du parc Algonquin et la protection concomitante accordée à cet animal. Malgré tout, le programme s'est terminé en 1964–1965 par un effort soutenu pour recueillir la plupart des loups dans la région d'étude du parc. Moins de dix ans plus tard, même ce type de destruction était devenu impensable, car au cours de cette période, le loup était passé de la bête mystérieuse et dangereuse au symbole même de la contrée sauvage dont viennent profiter les visiteurs du parc Algonquin. Nombre de facteurs sont responsables de ce changement d'attitude du public, mais nous croyons que l'utilisation du hurlement à des fins d'interprétation est un apport non négligeable. À notre connaissance, au moins 18 articles sur le programme du parc Algonquin sont parus dans la presse populaire d'Amérique du Nord. Des programmes de radio et de télévision présentant les hurlements de loups ont également été diffusés. Des demandes de renseignements provenant de tous les coins d'Amérique du Nord et parfois d'Europe nous parviennent régulièrement.

Des programmes de hurlement de divers types ont été établis dans les parcs nationaux de Prince-Albert, du mont Riding et de Jasper, ainsi que dans le parc provincial Sibley en Ontario. Jusqu'à présent, ils ont une envergure moindre que celui du parc Algonquin, mais ils ont été accueillis par le public avec le même enthousiasme extraordinaire. On peut vraiment dire qu'aujourd'hui, les loups rencontrent régulièrement le public et, par leurs hurlements, convainquent des milliers de visiteurs qu'ils ont leur place dans notre monde.

Gestion et récolte des loups dans le Kenai National Wildlife Refuge en Alaska*

Rolf O. Peterson
Theodore N. Bailey
James D. Woolington

1. Résumé

La loi adoptée en 1980 par le Congrès américain a défini dans ses grandes lignes les objectifs de gestion du nouveau Kenai National Wildlife Refuge (KNWR), anciennement le Kenai National Moose Range. La loi ordonnait également la planification complète du refuge. Comme les loups sont des carnivores importants qui ne sont chassés dans le KNWR que depuis 1974, les caractéristiques de leur récolte sont reliées aux efforts de planification du US Fish and Wildlife Service (USF&WS) et de l'Alaska Department of Fish and Game (ADF&G). La récolte des loups dans le KNWR n'a cessé d'augmenter entre la première saison de chasse aux trophées en 1974–1975 et la saison de chasse et de piégeage de 1979–1980. Bien que la récolte des loups par la technique d'«atterrissage et tir» ait été sporadiquement élevée dans le KNWR, la principale méthode utilisée semble être la prise au collet. La récolte de loups portant un collier émetteur dans une région d'étude de la moitié nord du KNWR a augmenté en proportion entre 1976 et 1981. Trente-neuf pour cent des animaux disponibles ont été tués en 1980–1981. Une analyse préliminaire des données recueillies dans la région d'étude indique que les récoltes dépassant 25 % de la population au début de la saison hivernale entraîneraient une diminution de l'effectif l'année suivante. Des récoltes de cette envergure ont été réalisées dans la région d'étude en 1979–1980 et en 1980–1981. Les objectifs et les mesures de gestion des loups du USF&WS et de l'ADF&G sont examinés, et il est proposé que la gestion des loups soit intégrée aux efforts coopératifs de planification des organismes ainsi qu'à la gestion de l'habitat et d'autres espèces de l'écosystème.

2. Introduction

La presqu'île de Kenai, territoire de 26 000 km^2 relié au continent par un isthme étroit dans le centre-sud de l'Alaska, est reconnue depuis des décennies comme une importante zone de chasse au gros gibier (trophées). L'orignal (*Alces alces*) est un élément clé de l'histoire naturelle de la région. Cette région a connu une exploitation humaine intensive depuis la ruée vers l'or dans la presqu'île de Kenai en 1895 et 1896 (Peterson et Woolington, 1982), et elle continue de supporter une forte utilisation récréative, y compris la chasse et le piégeage, en raison de sa proximité de la moitié de la population humaine de l'Alaska.

Le Kenai National Wildlife Refuge (KNWR) couvre 6910 km^2 dans la partie ouest de la presqu'île. En 1976, le US Fish and Wildlife Service (USF&WS), organisme responsable de la gestion du refuge, et l'Alaska Department of Fish and Game (ADF&G) ont collaboré à une étude prédateur-proie sur les loups (*Canis lupus*), les ours (surtout *Ursus americanus*) et l'orignal. Des travaux sur l'écologie du loup et sur les relations entre le loup et l'orignal ont été réalisés de 1976 jusqu'à ce jour. Notre région d'étude dans la moitié nord du KNWR couvrait approximativement 3700 km^2. À la fin des années 1970, la région abritait environ 1 orignal par km^2 et 1 loup par 60 km^2 (Bailey, 1978; Peterson et Woolington, 1982).

L'utilisation humaine au début du siècle a eu des conséquences graves sur de nombreuses espèces fauniques de la presqu'île de Kenai. La chasse commerciale et l'inobservation généralisée des lois élémentaires de protection de la faune ont causé la réduction des populations de mouflons de Dall (*Ovis dalli*) (Studley, 1912) et d'orignaux ainsi que la disparition du caribou (*Rangifer tarandus*) (Davis et Franzmann, 1979). Il existe de nombreuses mentions de l'utilisation généralisée des poisons pour réduire l'effectif de carnivores. On considère que cette pratique a contribué à éliminer les loups de ce grand territoire vers 1915 (Peterson et Woolington, 1982). Les orignaux, pour leur part, ont finalement profité des feux de forêt étendus qui ont dévasté la région à l'époque de l'exploitation de l'or, et les populations avaient atteint des densités élevées dans certains secteurs de la partie ouest de la péninsule Kenai au cours des années 1920.

L'importance des basses-terres de la moitié ouest de la presqu'île comme habitat de l'orignal a été largement reconnue au cours des années 1920 et 1930. Ce facteur ainsi que l'intérêt porté au mouflon de Dall dans les montagnes adjacentes ont conduit à la création du Kenai National Moose Range par décret exécutif du Président en 1941 «...afin de protéger le territoire naturel de reproduction et d'alimentation du grand orignal de Kenai...» (Bailey, 1978). Un feu couvrant 1250 km^2 en 1947 a créé un habitat optimal pour l'orignal et a entraîné un maximum de population dans la région au cours des années 1950 et au début des années 1960 (LeResche *et al.*, 1974). Cependant, au début des années 1970, une succession d'hivers rigoureux ainsi qu'une détérioration de l'habitat ont contribué à réduire la population d'orignaux dans le KNWR à la densité observée avant le feu de 1947 (Oldemeyer *et al.*, 1977; Bailey et Bangs, 1980).

De 1915 à environ 1960, il n'y a pas eu de signe d'une population reproductive de loups nulle part dans la presqu'île de Kenai, et pendant une partie de cette période, les populations de loups du territoire continental adjacent ont été réduites à l'échelle locale par des programmes fédéraux de limitation du nombre des loups (Peterson et Woolington, 1982). Le signalement de loups solitaires, à la fin des années 1950, et l'observation d'un individu par un biologiste de l'ADF&G en 1961 ont entraîné l'interdiction de capture de cet animal dans la presqu'île, mesure qui est demeurée en vigueur jusqu'en 1974.

Dans le présent document, nous examinerons la gestion et la récolte des loups depuis 1974, particulièrement dans le KNWR. Les objectifs de gestion d'organismes comme l'ADF&G et le USF&WS seront étudiés. Nous espérons fournir un historique et une base commune sur lesquels s'appuieront les futurs examens de la gestion des loups de la presqu'île de Kenai, sujet très controversé. S'il y a lieu, nous présenterons des données pertinentes et les conclusions qui découlent de nos travaux récents sur le loup dans le KNWR (Peterson et Woolington, 1982).

3. Administration de la faune en fonction des loups

Depuis 1960, la gestion de la faune résidente a été confiée à l'État de l'Alaska, la réglementation étant établie par l'Alaska Board of Game, nommé par le gouverneur. Cet organisme s'acquitte de son mandat annuellement à

*Le présent document est basé en partie sur une recherche subventionnée par le US Fish and Wildlife Service.

la lumière des recommandations que lui présentent l'ADF&G, le USF&WS, des groupes d'intérêt particuliers ainsi que le grand public. En général, la durée des saisons de chasse et les limites de prises pour les chasseurs et les trappeurs suivent étroitement les recommandations de l'ADF&G. Étant donné que le USF&WS réglemente l'accès aux refuges et leur utilisation, il peut imposer des règlementes spéciaux plus restrictifs concernant la chasse et le piégeage dans les refuges.[1]

Dans les plans préliminaires de gestion des loups présentés par l'ADF&G en 1976, les possibilités récréatives des récoltes de loups dans la presqu'île de Kenai ont été soulignées. Cette presqu'île a été désignée comme le seul grand territoire de l'Alaska où le principal objectif était de «fournir la plus grande possibilité de participer à la chasse et au piégeage des loups», finalité qui souligne la valeur récréative de cette population de loups plutôt que le maintien d'une reproduction maximale de cet animal. Le principal objectif pour la majeure partie de l'Alaska est une «récolte optimale», qui «vise la production d'animaux pour l'exploitation humaine», y compris celle des prédateurs et des proies. Dans certaines régions de l'Alaska, des mesures de protection des loups ont été jugées nécessaires pour maintenir ou augmenter les populations de proies récoltables (Harbo et Dean, présente publication). On suppose que la récolte récréative de loups limiterait les accroissements de population à court terme et réduirait les problèmes possibles de gestion causés par des populations de loups trop élevées. L'ADF&G ainsi que le Board of Game considèrent la limitation des populations de loups comme une mesure de gestion valable dans les cas particuliers où l'objectif est de promouvoir l'accroissement des populations de gibier, mais les limites imposées sont réservées aux cas où des «données substantielles» les justifient et «seulement après démonstration que les récoltes publiques par la chasse et le piégeage n'atteindront pas les objectifs de gestion établis» (Preliminary Wildlife Management Plan, 1976, ADF&G).

Selon le plan de gestion précité, au fur et à mesure de l'accroissement de la chasse au loup dans la prequ'île de Kenai, il pourrait être nécessaire de raccourcir les saisons et de limiter les prises afin de réduire la récolte de loups. Cependant, la seule modification de gestion mise en oeuvre par le Board of Game depuis 1976 a été l'augmentation de la limite des prises de 2 à 4 loups pour les chasseurs, conformément aux recommandations (Spraker, 1980, Fed. Aid Wildl. Res. Rep.) visant à réduire les populations de loups, et, par conséquent, suppose-t-on, les pertes d'orignaux par prédation.

Les seuls objectifs de gestion du USF&WS établis spécifiquement pour les loups étaient contenus dans les Évaluations des incidences environnementales, rédigées en 1974 et 1976 (dossiers du KNWR) avant l'ouverture du KNWR pour la chasse et le piégeage des loups. Les objectifs déclarés du USF&WS étaient que la récolte de loups ne devait pas dépasser le nombre pouvant être renouvelé annuellement. Les objectifs du refuge ont été récemment redéfinis dans la Alaska National Interest Lands Conservation Act[2] de 1980. Parmi les différents objectifs du KNWR se trouve «la conservation des populations et des habitats de poissons et d'animaux dans leur diversité naturelle, y compris ceux des orignaux, des ours, des chèvres de montagne, des mouflons de Dall et d'autres animaux à fourrure, sans toutefois être limitée à ces espèces...» Le Congrès a chargé le USF&WS de l'élaboration et de la mise en application d'un plan global de conservation pour les nouveaux refuges, et le refuge de Kenai sera le premier à entreprendre le travail de planification.

De nouvelles directives de gestion à l'intention du KNWR suivront la doctrine générale décrite brièvement dans la loi du Congrès établissant le refuge. Des concepts clés implicites dans la loi habilitante et des directives récentes sur la gestion du refuge comprennent la préservation de l'écosystème par le maintien d'une diversité naturelle des espèces fauniques, la réduction de l'importance accordée à la production du gibier, une exploitation humaine qui respecte le maintien à long terme des valeurs énoncées précédemment ainsi que l'existence de programmes de chasse et de piégeage de qualité supérieure.

4. Points principaux des recherches sur le loup dans la presqu'île de Kenai

Au cours des cinq dernières années, les recherches ont révélé de nombreuses caractéristiques de la population de loups et de son interaction avec l'orignal de la presqu'île de Kenai. Les détails de l'étude seront présentés dans une autre publication. La densité des loups dans la région d'étude de la presqu'île de Kenai en 1976 était relativement élevée pour l'Alaska, soit 1 loup par 60 km^2, mais négligeable comparativement à la biomasse des proies (1 loup pour 55 orignaux au milieu de l'hiver). Selon Peterson et Woolington (1982), la population de loups a atteint (ou presque) sa densité de saturation naturelle en 1976. Dans la région d'étude, les bandes étaient initialement grosses — 12 loups en moyenne au début de l'hiver — mais elles ne comptaient plus qu'environ 6 loups en 1980 à mesure qu'augmentait la récolte. La proportion des louveteaux dans les bandes observées a augmenté parce que la taille moyenne des bandes était plus petite, mais il y avait peu d'indications d'un recrutement accru de louveteaux dans les bandes pour compenser l'augmentation de mortalité.

Les taux de prédation par les bandes de loups de la presqu'île de Kenai se situaient parmi les valeurs intermédiaires dans la gamme des taux d'attaques mortelles observés ailleurs. Les loups tuaient des faons et des orignaux adultes (presque exclusivement des femelles âgées) en hiver, et probablement surtout des faons en été (Peterson *et al.*, en cours de rédaction). Il n'y avait pas d'autres espèces proies. Selon les estimations, 8 % des orignaux adultes et une moyenne de 13 % des jeunes de l'année sont tués par les loups annuellement dans la région d'étude (Peterson *et al.*, en cours de rédaction).

[1] Les décisions de la Cour concernant la juridiction fédérale d'État sur les loups et d'autres espèces résidantes (Harbo et Dean, présente publication) n'étaient pas destinées aux parcs et aux refuges fauniques nationaux, la plupart d'entre eux étant déjà dotés d'objectifs spécifiques votés par le Congrès pour les espèces fauniques résidantes, tels que le précise l'Alaska National Interest Lands and Conservation Act.

[2] Loi fédérale importante qui établissait officiellement divers grands territoires d'«intérêt national» devant être administrés par le US National Park Service et le US Fish and Wildlife Service.

Plus du tiers des faons tués n'étaient pas en bonne condition physique, la moelle des os contenant moins de 10 % de gras. Des études effectuées à la même époque par Franzmann *et al.* (1980) ont indiqué une prédation importante par les ours noirs, qui est responsable de 40 % des pertes de faons dans une région d'étude ravagée par un feu en 1947. Selon Peterson et Woolington (1982), étant donné l'habitat marginal que les orignaux peuvent occuper dans la majeure partie de la région d'étude (à l'exception de 350 km^2 ravagés par le feu en 1969), la population n'avait pas de bonnes possibilités d'accroissement même si la prédation par le loup pouvait être réduite.

La récolte d'orignaux par les chasseurs dans la région d'étude est passée d'un sommet d'environ 1100 orignaux en 1971, époque où la chasse aux femelles était permise, à environ 250 animaux à la fin des années 1970 (Spraker, 1980, Fed. Aid Wildl. Res. Rep.). La récolte des orignaux (mâles seulement) continue d'être élevée et elle est en grande partie responsable du rapport de masculinité déséquilibré chez les adultes, soit 15 mâles pour 100 femelles dans la partie nord du KNWR.

5. Caractéristiques de la récolte de loups dans la presqu'île de Kenai

Pendant la période de protection totale, la population de loups s'est rétablie rapidement. De grosses bandes ont été observées dans tous les grands secteurs du refuge au début des années 1970. Après trois ans de discussions, l'ADF&G et le USF&WS ont approuvé, en 1974, une saison de chasse aux trophées d'une durée de 4 mois et avec une limite d'un loup par chasseur. En 1975, le Bureau a approuvé une saison de piégeage supplémentaire de 5 mois sans limites, soit la même réglementation en vigueur ailleurs en Alaska, mais, étant donné l'incertitude entourant les estimations de la population de loups, le USF&WS n'a autorisé le piégeage que dans la moitié du KNWR. En 1976, cependant, parallèlement au lancement d'une étude sur les relations prédateur-proie parrainée conjointement par l'ADF&G et le USF&WS, la chasse et le piégeage des loups ont été permis sur toute l'étendue du KNWR à l'exception de la surface de deux grands lacs qui étaient fermés afin d'empêcher les trappeurs en avion de capturer les loups à l'aide de la technique «atterrissage et tir». Depuis 1978, il n'y a pas eu d'autres règlements fédéraux touchant la récolte de loups dans le KNWR, à l'exception d'une fermeture de courte durée en 1979 destinée à limiter la récolte des animaux à fourrure par la technique «atterrissage et tir». Les règlements spéciaux sporadiques imposés antérieurement par le USF&WS reflètent une tentative pour limiter les récoltes croissantes de loups dans le KNWR. Les recommandations de l'ADF&G (Spraker, 1980, Fed. Aid Wildl. Res. Rep.), pour leur part, proposent l'accroissement des récoltes de loups parce que l'organisme croit que les populations d'orignaux seraient favorisées.

Les données sur la mortalité chez les loups portant un collier émetteur (tableau 1) montrent que très peu de loups meurent de causes autres que la récolte, 88 % de toutes les morts observées après l'âge de six mois étant attribuables à l'homme. Les loups qui portent un collier émetteur vivent en moyenne 16 mois après la pose du collier. Les loups les plus vulnérables à la chasse sont les jeunes adultes dispersés, avec une mortalité d'au moins 42 %. La période moyenne entre la dispersion et la mort était de 5 mois.

L'échantillon de loups portant un collier émetteur a donné une image des méthodes employées pour récolter les loups différente de celle ressortant des formulaires de déclaration obligatoire de l'ADF&G (tableau 2). Nous avons tenté de joindre personnellement chaque personne qui avait tué un loup portant un collier émetteur, et nous nous sommes renseignés sur les circonstances de chaque prise. Le tableau 2 montre que la plupart des loups munis d'un collier émetteur ont été tués au fusil ou pris au collet et qu'un seul individu (3 %) a été piégé. Nous croyons que la distinction entre la prise au collet et le piégeage n'est pas claire dans les déclarations de personnes qui enregistrent des peaux de loups. La prise au collet semble être la principale méthode de récolte des loups dans la presqu'île de Kenai, parce que les loups classés dans la catégorie «tués au fusil» comprenaient ceux pris par des trappeurs utilisant la technique «atterrissage et tir» et les chasseurs au sol qui agissent de façon opportuniste.

Il existe un malentendu quant à l'utilisation permise des aéronefs pour la capture des loups en Alaska. La Airborne Hunting Act, loi fédérale de 1972, défend de tirer sur la faune à partir d'un aéronef, ou de rassembler en troupeaux ou de harceler les animaux avec un engin volant, à moins de détenir un permis spécial accordé par un État à des fins de gestion. L'ADF&G accorde présentement des permis de chasse aérienne dans plusieurs régions où le

Tableau 1
Cause de mortalité des loups portant un collier émetteur dans la région d'étude du KNWR, 1976–1980

Cause de mortalité	Méthode	*N*
Activité humaine	Prise au collet	15
	Abattage au fusil	16
	Piégeage	1
	Inconnue	1
Naturelle		3
Total		36

Tableau 2
Pourcentage des loups pris par diverses méthodes de récolte dans la presqu'île de Kenai en Alaska

Source de données	*N*	Méthode (%)				
		Abattage au sol	Piégeage	Prise au collet	Autre méthode	Inconnue
Données confidentielles de l'ADF&G	207	41	32	24	2	1
Loups portant un collier émetteur (%)	35	46	3	49	–	3

département souhaite réduire les populations de loups. Il s'agit d'une activité distincte de la récolte par la technique «atterrissage et tir» d'usage généralisé, qui est permise par les règlements sur le piégeage, selon lesquels un chasseur peut repérer en vol des animaux à fourrure se déplaçant librement, mais ne peut tirer qu'après avoir atterri. En Alaska, il y a de très habiles trappeurs qui utilisent la technique «atterrissage et tir», et ce type de piégeage a connu beaucoup de succès lorsqu'il a été employé dans le KNWR. Les règlements régissant la chasse défendent de tirer sur le gros gibier «la même journée que le vol», mais cette interdiction ne s'applique pas aux animaux à fourrure. Les loups et les carcajous (*Gulo gulo luscus*) sont classés dans les catégories «gros gibier» et «animal à fourrure», et, bien qu'il soit interdit à un chasseur muni d'un permis de repérer les loups du haut des airs et d'atterrir pour tirer, un trappeur muni d'un permis peut le faire légalement, aucune limite n'étant imposée au nombre de loups qu'il peut prendre de cette manière.

L'utilisation d'aéronefs a augmenté radicalement dans la région de la presqu'île de Kenai au milieu des années 1970 (Federal Aviation Administration, communication personnelle), et la proportion des trappeurs qui se servent d'aéronefs dans le KNWR est de un sur trois (tableau 3). Il y a au moins 1200 petits aéronefs privés à moins de 80 km du KNWR (dossiers de la FAA, 1979), surtout dans la région d'Anchorage.

Tableau 3
Proportion des utilisateurs d'aéronefs parmi les «trappeurs» dans le KNWR

Année réglementaire	Nb. total de permis accordés	Utilisateurs d'aéronefs	
		N	%
1976–1977	86	12	14
1977–1978	86	21	24
1978–1979	96	30	31
1979–1980*	97	32	33

*À partir de février 1980.

6. Tendances des récoltes de loups dans la péninsule de Kenai

La récolte des loups à l'échelle de la presqu'île a atteint un sommet en 1978–1979 après une augmentation constante depuis la première saison de chasse en 1974–1975. L'augmentation du nombre de loups pris dans le KNWR a été égalée par l'accroissement des taux de mortalité chez les loups portant un collier émetteur, victimes de la récolte (tableau 4). En 1980–1981, 39 % des loups munis d'un collier émetteur et disponibles au cours de la saison de chasse et de piégeage ont été tués.

Bien que des récoltes importantes de loups aient déjà été obtenues dans la presqu'île de Kenai par des trappeurs utilisant la technique «atterrissage et tir», l'augmentation constante de la récolte totale de loups dans le KNWR ne peut être attribuée à un accroissement de l'utilisation des aéronefs. Le KNWR peut, à toutes fins utiles, être considéré comme un territoire semi-urbain en raison de sa proximité d'une population de 200 000 personnes habitant à moins d'une heure de vol ou d'une demi-journée de route. L'augmentation des récoltes de loups a été reliée à une prise de conscience de la présence des loups, phénomène auquel les travaux de recherche eux-mêmes ont contribué dans une certaine mesure.

7. Conséquences de la récolte sur la population de loups

Les possibilités qu'une population de loups compensent les récoltes n'ont guère été étudiées. Bien qu'il existe des indications d'un remplacement annuel de près de 50 % des pertes totales dans certaines populations de loups (Mech, 1970; Peterson et Woolington, 1982), la distinction entre la mortalité entraînée par les récoltes et les pertes totales causées par les rigueurs de l'hiver est souvent négligée, ce qui conduit à la supposition incorrecte que les populations de loups peuvent universellement maintenir leurs densités de prérécolte lorsque le niveau de *récolte* atteint 50 % (version préliminaire de l'Alaska Wildlife Management Fund, 1976; Rearden, 1980). À partir des données sur les loups de la presqu'île de Kenai, nous avons estimé qu'une récolte relevée (déclarée) de 25 % entraînerait une perte moyenne hivernale de 43 %, la différence étant attribuée à la mortalité naturelle, à la dispersion, aux récoltes non déclarées et à la mortalité causée par l'homme. D'après une analyse de la structure de la population par âge, de la mortalité observée, de la dispersion et de la densité des loups, nous avons déjà dit qu'une récolte humaine relevée excédant 25 % de la population au début de l'hiver réduirait la densité l'année suivante, étant donné que les pertes annuelles ne pourraient être remplacées par la reproduction. Les récoltes de loups en 1979–1980 et 1980–1981 dans la région d'étude ont dépassé de 25 % la population du début de l'hiver. Les données préliminaires indiquent que la densité des loups a ensuite diminué. Les caractéristiques clés de la population de loups de la presqu'île de Kenai, qui pourraient limiter l'applicabilité de ces valeurs à d'autres populations, sont :

1) en général, naissance d'une portée moyenne de louveteaux par année dans chaque bande, indépendamment de la taille de cette dernière;
2) grande taille de la bande — en moyenne 12 loups au début de l'hiver; pour un nombre donné de louveteaux dans une portée, le taux de recrutement sera plus élevé dans les petites bandes que dans les grosses;
3) la densité des loups se rapprocherait de la densité de saturation;
4) perte non déclarée de 18 % au cours de l'hiver attribuée à la mortalité naturelle et à la dispersion.

Van Ballenberghe *et al.* (1975), Van Ballenberghe (1981) et Mech (1977*a*) démontrent empiriquement que les populations de loups ne peuvent en général se maintenir quand les pertes atteignent 50 % au cours de l'hiver. Il est certain qu'un examen de toutes les données disponibles sur le sujet ainsi que l'exécution ultérieure de recherches nous permettront de préciser nos connaissances dans le domaine des niveaux critiques de mortalité des loups au cours de l'hiver.

8. Conclusion

La gestion des loups dans le KNWR continuera d'être controversée à cause des objectifs différents des divers organismes. L'accord entre organismes sera facilité si les

Tableau 4
Résumé de la récolte de loups dans la presqu'île de Kenai

Année	Nb. total de loups pris dans la presqu'île de Kenai	Méthode*					Nb. total de loups pris dans le KNWR	Proportion de loups pris au moyen d'un aéronef (%)‡	Nb. de loups munis d'un collier émetteur pris annuellement	Nb. de loups munis d'un collier émetteur disponibles annuellement	Proportion de loups munis d'un collier émetteur pris annuellement (%)	Pertes hivernales dans les bandes dont les membres portent un collier émetteur (%)
		Abattage au sol†	Piégeage	Prise au collet	Autre méthode	Inconnue						
1974–1975	6	3	1	0	0	2	1	0	–	–	–	–
1975–1976	21	9	8	4	0	0	4	0	–	–	–	–
1976–1977	12	7	5	0	0	0	6	0	0	11	0	26
1977–1978	36	19	6	10	1	0	13	46	3	25	12	29
1978–1979	55	20	22	9	3	1	32	41	9	37	24	43
1979–1980	43	11	18	13	1	0	37	14	10	37	27	57
1980–1981	34	15	6	13	0	0	17	0	10	26	39	s.o.
Total	207	84	66	49	5	3						

*Consignées sur les formulaires confidentiels de l'ADF&G.
†Y compris toute la récolte par «atterrissage et tir».
‡Données disponibles pour le KNWR seulement.

objectifs de gestion sont clairement présentés et, au besoin, proposés conjointement. Le comportement des loups reflète, dans une large mesure, la modification des niveaux et des caractéristiques des ressources aux niveaux trophiques inférieurs ainsi que la variation des récoltes. Il est impérieux que la gestion des loups soit intégrée à celle de l'habitat et des espèces proies, particulièrement l'orignal, et que la récolte permise soit compatible avec l'objectif à long terme — la conservation de la diversité naturelle de cet écosystème.

Le loup et le taux de mortalité du caribou dans une aire de mise bas du centre-nord canadien

Frank L. Miller

1. Résumé

La mortalité des caribous nouveau-nés des toundras a été étudiée entre le 1er juin et le 29 juillet 1970, dans l'aire de mise bas du caribou de Kaminuriak dans le centre-sud du district de Keewatin (Territoires du Nord-Ouest) par relevé aérien à basse altitude. Cinquante-sept carcasses de faons ont été découvertes et autopsiées. La prédation causée par des loups représentait 31,6 % des faons nouveau-nés morts. D'autres causes de mortalité incluaient par ordre de fréquence l'abandon par la mère (séparation), les mort-nés, les troubles physiologiques ou pathologiques, la malnutrition, les pneumonies et les blessures. Le taux élevé de mortalité due aux loups, chez les faons caribous juste après la naissance et pendant toute la première année de leur vie, est un facteur limitatif majeur pour la croissance de la population. Ainsi, il serait souhaitable que les organismes de gestion de la faune examinent la possibilité de réduire la prédation causée par les loups chez les faons caribous.

Plusieurs des grandes populations migratrices de caribous des toundras (*Rangifer tarandus groenlandicus*) dans le centre-nord du Canada voient leur nombre baisser énormément (Thomas, 1981). Des captures excessives de ces caribous sont la cause première des baisses. La prédation normale par les loups ajoutée au nombre élevé actuel des prises pourrait encore réduire leur nombre. Il en est résulté un renouveau d'intérêt pour les relations loup-caribou chez les personnes soucieuses d'obtenir des rendements annuels soutenus de caribous à partir de ces populations.

La prédation causée par les loups explique une importante proportion des caribous mort-nés, particulièrement pendant les périodes de mise bas où les conditions météorologiques sont bonnes et le fourrage abondant, et où la mortalité des caribous nouveau-nés due à d'autres facteurs est négligeable. Il existe peu de données concernant l'impact des loups sur les caribous nouveau-nés. Nous présenterons donc, dans ce rapport, les résultats de notre étude sur la mortalité des faons menée en 1970 dans l'aire de mise bas du caribou de Kaminuriak (Miller et Broughton, 1974) afin de donner quelques éclaircissements sur le sujet.[1]

Les causes de mortalité chez les faons nouveau-nés de la population de caribous de Kaminuriak ont fait l'objet d'une étude entre le 1er juin et le 29 juillet 1970 (Miller et Broughton, 1974). La mise bas du caribou a lieu sur la toundra libre, près du lac Kaminuriak, dans le centre du district de Keewatin (Territoires du Nord-Ouest). Nous avons passé 180 heures à la recherche des faons morts, en utilisant un hélicoptère Hiller 12-E à une altitude variant de 30 à 100 m.

Cinquante-sept faons et 8 femelles adultes ont été autopsiés. Les causes de mortalité des faons nouveau-nés ont été identifiées par ordre de fréquence décroissante de la façon suivante : prédation par les loups, 31,6 %; abandon par la mère, 21,1 %; mort-nés, 10,5 %; troubles physiologiques ou pathologiques, 8,8 %; pneumonie, 7 %; malnutrition, 7 %; et blessures, 5,2 %. Il a été impossible de déterminer la cause de la mortalité de cinq faons (8,8 %), les carcasses découvertes ayant subi trop de changements après la mort. Deux des femelles adultes avaient été tuées par les loups. Trois étaient mortes à la suite de complications pendant la mise bas : l'une, de la déchirure de l'utérus, l'autre de péritonite, et la troisième, dont le placenta n'avait pas été expulsé, avait contracté la besnoitiosis. Nous avons abattu 2 femelles adultes qui avaient de la difficulté à se déplacer : l'une souffrait de besnoitiosis et l'autre faisait une réaction positive à la brucellose. Nous avons aussi abattu une femelle atteinte d'*Escherichia coli*, ce qui avait entraîné la malnutrition et la mort de son faon mâle.

Les loups ont tué 18 des faons (8 femelles, 6 mâles et 4 de sexe non déterminé). Onze (61 %) de ces derniers avaient moins de 2 semaines, et les 7 autres avaient entre 2 et 6 semaines. Les faons tués par les loups avaient été dévorés entre 0 et 90 %, soit en moyenne 21,7 %. Nous n'avons sans doute pas vu les restes de la plupart des faons qui avaient été dévorés à plus de 80 %. Six (33,3 %) des faons tués par des loups n'ont pas été touchés; 7 (38,9 %) ont été éviscérés en partie ou en totalité et 5 (27,8 %) ont été dévorés dans une forte proportion.

Un aspect intéressant de la consommation des faons caribous était que les loups semblaient préférer se nourrir de lait caillé, puis des viscères et finalement de la chair. Il apparaît, selon un examen des carcasses comportant seulement une partie des viscères, que les loups ouvraient délibérément les estomacs des faons et mangeaient le lait caillé. Nous supposons que les loups prenaient le lait caillé de tous les faons éventrés, puisque nous n'avons pas trouvé de lait caillé autour de ces carcasses. Selon l'étude des faons nouveau-nés de la population des caribous de Beverly menée en juin 1981, il est confirmé que les loups ont en effet une préférence marquée pour le lait caillé (Miller *et al.*, sous presse).

L'abandon ou la séparation de la mère n'étaient probablement pas aussi fréquents parmi les faons nouveau-nés que ne le laissaient supposer les 21,1 % de l'échantillon. Neuf des 12 faons classés comme étant morts par abandon n'avaient que quelques heures au moment de leur mort. En fait, ils sont probablement morts d'atélectasie néo-natale secondaire (naissance prématurée) plutôt que de malnutrition due à l'abandon ou à la séparation. Un des 3 autres faons avait plusieurs jours et il se peut qu'il soit mort de malnutrition. Nous avons abattu les 2 autres faons car ils seraient probablement morts de malnutrition ou auraient été victimes de prédation.

Deux des 4 faons classés comme étant morts de malnutrition doivent leur triste sort à la mort de leur mère. Il se peut que les deux autres faons aient succombé pour la même raison ou ils peuvent avoir été abandonnés par leur mère ou avoir été séparés d'elle (voir Miller et Broughton, 1974, pour plus de détails sur la mort des faons).

Onze des faons tués par les loups avaient été mordus à la tête : 6 avaient le crâne ouvert et fracturé et 5 avaient le crâne écrasé. Souvent, des morceaux d'os du crâne manquaient. Tous les faons avaient souffert d'abondantes hémorragies sur des parties du dos ou des épaules.

[1]Note du rédacteur : La diminution du nombre des caribous est devenue un problème urgent dans le nord du Canada. Le manque de renseignements nouveaux concernant la prédation causée par le loup a incité Frank Miller à proposer le présent document.

Loups se nourrissant à même une carcasse d'ongulé. Le taux de prédation causée par les loups varie en fonction de la disponibilité des proies (photo : W.C. Mason)

L'utilisation minimale de la carcasse de l'animal mis à mort par morsure à la tête ou au cou et la forte consommation de ses viscères font beaucoup penser aux descriptions de White (1973) portant sur les faons de cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) tués par les coyotes (*Canis latrans*).

Après le 1er juillet, toutes les mises à mort par des loups ont été découvertes dans des peuplements denses de saules (*Salix* spp.) ou de bouleaux (*Betula* spp.), ce qui laisse penser que les loups avaient tendu une embuscade aux caribous en déplacement. Dans un cas, le même loup avait apparemment tué 3 faons : 2 gisaient à 3 m l'un de l'autre et le troisième était à une distance d'environ 35 m. Henshaw (1968, 1970) a remarqué que le caribou hésitait à traverser les saules ripicoles et que certains animaux étaient visiblement effarouchés. Il a attribué ce comportement à une réaction aux méthodes de prédation utilisées par les loups et les ours.

Nous avons trouvé 2 femelles adultes tuées par les loups. Elles semblaient être en bonne condition physique pour la période de l'année. Selon l'usure des dents, nous avons estimé l'âge d'une des femelles entre 8 et 10 ans; 5 % seulement de la carcasse avaient été utilisés. Toujours selon l'usure des dents, nous avons évalué que l'autre femelle avait entre 4 et 5 ans; environ 20 % de la carcasse avaient été utilisés. Elle avait abandonné son petit avant d'être tuée, mais ce dernier n'a pas été retrouvé.

D'après notre étude des faons tués par les loups, à l'exception d'un seul cas, rien ne nous portait à croire que ces faons étaient prédisposés à une autre forme de mortalité. L'exception concernait une femelle de plus de deux semaines souffrant d'un abcès ayant entraîné l'adhésion du lobe droit du poumon au diaphragme. Aucun des faons tués par les loups ne montrait de signes de troubles physiologiques.

Selon nos observations des groupes de caribous et particulièrement des couples mère-faon pendant la période de mise bas, aucun indice ne révélait que l'abandon ou la séparation de la mère prédominait parmi les faons nouveau-nés (bien que cela arrive). Nous ne croyons donc pas que les loups perdent leur temps à chasser les faons relativement rares sans leur mère; un grand nombre de faons avec leur mère peuvent apparemment être capturés facilement.

L'état hémorragique des carcasses dévorées ou lacérées indiquait que le caribou était vivant lorsqu'il a été attaqué. Il n'y avait aucune tanière de loup utilisée dans les aires de mise bas. Il est peu probable que les loups retournent à leurs prises car ils doivent suivre les traces du caribou qui se déplace continuellement après la pleine saison de mise bas.

Les loups peuvent facilement tuer des faons en bonne santé. Il ne semble donc y avoir aucune raison pour qu'ils choisissent des faons affaiblis ou estropiés. C'est particulièrement vrai pendant la saison de mise bas et pendant les quelques premières semaines qui suivent. Nous croyons donc, de façon générale, que la majeure partie de la prédation causée par les loups chez les caribous nouveau-nés ne constitue pas un processus d'équilibre écologique.

Bien que 68,4 % des faons de l'échantillon soient morts pour des raisons autres que la prédation, nous croyons que ce pourcentage ne

peut être réduit par aucune pratique de gestion. Jusqu'à aujourd'hui, les résultats indiquent que les loups demeurent le facteur de mortalité le plus facile à gérer en ce qui concerne le caribou migrateur de la toundra, mais par ailleurs, leurs effets sur les populations de caribous sont vraisemblablement les moins bien compris (Miller et Broughton, 1974).

Parmi les agents exerçant un impact sur le caribou, l'homme est théoriquement le plus facile à gérer, mais il sera exclu ici, car les considérations socio-politiques liées au contrôle des chasseurs dépassent le cadre de cet article. Nous croyons qu'il serait biologiquement raisonnable de réduire la prédation causée par les loups chez les populations migratrices de caribous de la toundra dont le nombre baisse. Le maintien des populations de loups de façon à assurer la survie maximale des caribous nouveau-nés serait particulièrement souhaitable dans le cadre d'un plan global de gestion. Des pertes élevées de faons juste après la naissance et pendant toute la première année à cause des loups sont évidemment un facteur limitatif majeur pour la croissance de la population. Il serait donc souhaitable que les organismes s'intéressant à la faune envisagent de considérer la réduction de la prédation causée par les loups chez les faons caribous comme un instrument de gestion valable.

Prédation du bétail causée par les loups dans l'Ouest canadien

John R. Gunson

1. Résumé

Les variations de la prédation du bétail par les loups dans les provinces de l'Ouest canadien sont liées à la longueur de la zone limitrophe forestière-agricole et à l'importance de l'élevage du bétail dans les secteurs forestiers. C'est en Colombie-Britannique que la prédation est la plus fréquente, suivie par l'Alberta; ces deux provinces disposaient d'une documentation plus complète sur la prédation. Le bétail était tué plus souvent que les autres proies domestiques : 92 % des demandes de dédommagement approuvées en Alberta et 64 % des bêtes réellement abattues en Colombie-Britannique. Les pertes de bétail dues au loup ont eu lieu le plus souvent à la fin de l'été, et rarement pendant la période de séjour en tanière. Les loups choisissaient de tuer les veaux et les jeunes d'un an plutôt que les vaches; les veaux représentaient respectivement 62 et 66 % des pertes de bétail en Alberta et en Colombie-Britannique. Les plaintes concernant les proies tuées par les loups n'étaient pas toutes recevables; 36 % des 496 plaintes dans le nord-ouest de l'Alberta l'étaient pour des bêtes réellement abatues. Des dédommagements n'étaient offerts aux éleveurs qu'en Alberta, où 384 demandes ont été approuvées entre 1974 et 1980. La lutte contre les loups a été menée dans toutes les provinces après que la prédation ait été confirmée; on a mis en oeuvre à la fois des mesures de défense et de limitation préventive. Le piégeage commercial ou sportif des loups dans les zones limitrophes devrait être encouragé afin d'empêcher la prédation.

2. Introduction

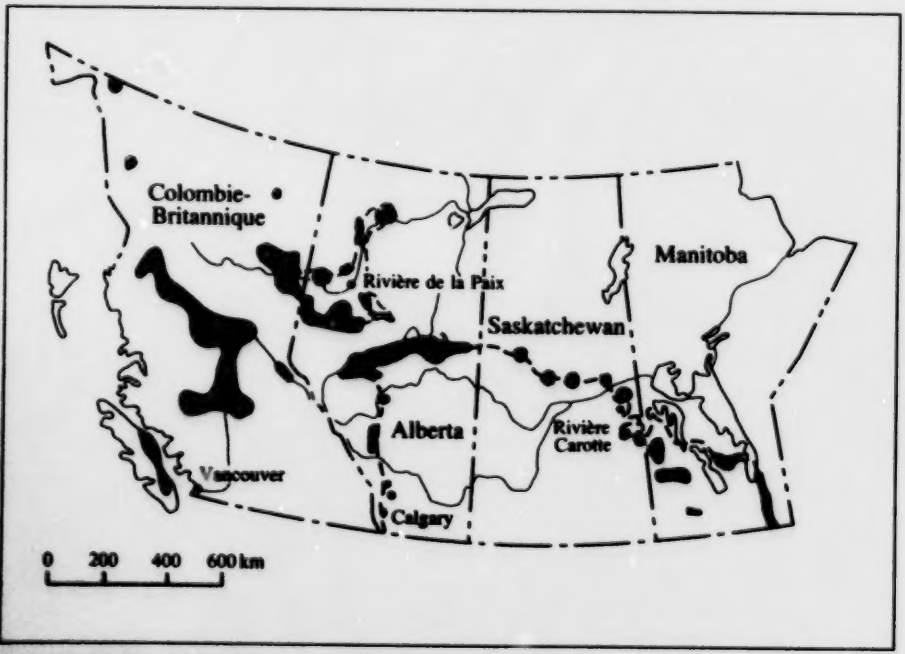
Les loups (*Canis lupus*) ont été pratiquement éliminés de l'Ouest des États-Unis en partie à cause de la prédation du bétail (Young, 1944; Seton, 1929). En Eurasie, le bétail est victime du loup depuis toujours (Bibikov, 1975; Haglund, 1975; Zimen et Boitani, 1979). Dans l'Ouest du Canada, la prédation a été signalée dès 1841 à Fort Vancouver (Young, 1944), en 1857 à Fort Carlton (Spry, 1963), dans l'extrême sud de l'Alberta à la fin des années 1870 (Rodney, 1969), à l'ouest de Calgary en 1885 (McCowan, 1950) et dans le sud du Manitoba en 1886 (Seton, 1929). À la suite d'importantes baisses du nombre des loups dans la majeure partie de l'Ouest canadien à la fin du XIX^{e} siècle et jusque dans les années 1930 (Stelfox, 1969; J. Robertson, 1974; Man. Wildl. Br., rapport inédit), la prédation du bétail s'est raréfiée pendant le premier quart de ce siècle.

Dans la majeure partie de l'Ouest canadien, le nombre des loups a augmenté et leur habitat s'est étendu vers le sud à la fin des années 1930 jusqu'au début des années 1950 (Stelfox, 1969, et Nowak, présente publication). Pendant cette période, l'agriculture s'est développée dans certaines zones septentrionales et la prédation a augmenté, bien que l'on ne dispose pas de données suffisantes à ce sujet (Soper, 1948). Pendant les années 1950, le nombre des loups était intensivement contrôlé dans l'Ouest du Canada, surtout dans le cadre de la gestion du gros gibier et de la lutte contre la rage (Pimlott, 1961), et la prédation était apparemment moins fréquente. Pendant les années 1960 et 1970, les mesures de contrôle fédéral du loup pour des raisons de gestion du gibier ont été réduites ou éliminées dans les quatre provinces et le nombre des loups a augmenté et leur habitat s'est étendu. Le présent article traite de la prédation du bétail par les loups dans l'Ouest canadien au cours des dix années précédant 1981.

3. Répartition, nombre et types de prédation

La prédation du bétail par les loups a lieu surtout le long de la zone limitrophe forestière-agricole, qui varie considérablement en longueur selon la province (figure 1). Cette zone limitrophe est extrêmement escarpée en Saskatchewan, elle entoure des îlots boisés d'habitat du loup au Manitoba, elle couvre une vaste étendue en Alberta, tandis qu'elle est dis-

Figure 1



Secteurs limotrophes forestiers-agricoles
Secteurs de prédation du bétail par les loups

Figure 1
Emplacements des secteurs limitrophes forestiers-agricoles dans l'ouest du Canada où a lieu la prédation du bétail par les loups

continue en Colombie-Britannique, occupant souvent le fond de vallées isolées et des prairies intérieures des montagnes. La fréquence de la prédation dans ces zones limitrophes est déterminée par la situation des loups, le nombre de têtes de bétail, la qualité de l'élevage et, éventuellement, par l'abondance relative des proies locales.

Le nombre des têtes de bétail dans les provinces respectives (tableau 1) n'est pas un indicateur relatif de la prédation possible des loups parce que l'élevage se fait surtout dans des zones où il n'y a pas de loups. Approximativement, le nombre (× 1000) de têtes de bétail en pâturage chaque année sur l'habitat des loups est de 300 pour l'Alberta, 434 pour la Colombie-Britannique, 172 pour le Manitoba et <100 pour la Saskatchewan.

Au Manitoba, la prédation du bétail était apparemment plus fréquente qu'en Saskatchewan, mais moins fréquente qu'en Alberta ou en Colombie-Britannique, malgré l'inaccessibilité des données provinciales sur la prédation par les loups (R. Stardom, communication personnelle). Des prédations annuelles n'ont été signalées que dans la région d'Interlac (Stardom, présente publication). Carbyn (1980, SCF, rapport inédit) a mentionné un rapport concernant 17 animaux tués par les loups dans cette région en 1979. La prédation dans la région d'Interlac s'était produite dans des pâturages communautaires et des pâturages cédés à bail. À l'occasion, des plaintes émanaient aussi de la périphérie du mont Duck et des forêts de la région de Porcupine sud ainsi que des zones limitrophes forestières-agricoles du sud-est et du nord-ouest du Manitoba.

Carbyn a fait état de quatre rapports de prédation du bétail par les loups à proximité du parc national du mont Riding en 1975 et 1976 alors que la densité des loups dans le parc était élevée. Les loups ont été capturés après deux de ces plaintes pour lesquelles les mises à mort ou les attaques avaient été confirmées. Carbyn a aussi noté des plaintes relatives à environ 20 moutons tués par les loups dans le sud du Manitoba en 1975. Un loup solitaire était en cause. À partir de 1059 questionnaires envoyés à 10 % des éleveurs de bétail dans des zones où d'éventuels problèmes sont posés par l'interaction loup-bétail au Manitoba, Hill (1979) a relevé huit agriculteurs ayant déclaré des pertes de 2880 $ en 1973–1974.

Tableau 1
Nombre de têtes de bétail (× 1000) dans l'ouest du Canada en juillet 1980

Province	Bovins*	Moutons†	Porcs*
Alberta	4250	200	1310
C.-B.	749	60	180
Manitoba	1186	28	823
Saskatchewan	2590	97	640

*Office canadien des provendes.
†Statistique Canada.

En Saskatchewan, H. Strom (communication personnelle) a rapporté, en 11 ans (1969 à 1979), 11 plaintes concernant des attaques de loups sur 115 bestiaux, 2 chevaux, et 5 têtes de bétail non précisées (données tirées de la correspondance avec le personnel sur le terrain en 1981, puisque les rapports sont rares, si toutefois ils existent). Strom n'a relevé qu'une région où un nombre élevé de têtes de bétail avaient disparu; ces pertes ont eu lieu en 1969 et 1975 dans le pâturage communautaire de Smoky Burn, près de la rivière Carotte. W. Runge (communication personnelle) a noté qu'aucun cas de prédation du bétail par les loups n'avait été signalé soit à la ferme Cumberland, soit à la ferme du Mile 30 dans le nord-est de la Saskatchewan où plusieurs centaines de têtes de bétail pâturaient chaque année dans des régions fréquentées par les loups.

En Alberta, la prédation du bétail par les loups est fréquente depuis 1972; les loups ont réoccupé la plupart des zones boisées de la province après l'application du programme de lutte contre la rage entre 1952 et 1956 (Gunson, présente publication). À l'occasion, la prédation a été signalée pendant les années 1960. En neuf années, soit entre 1972 et 1981, 1257 ($\bar{x}$ = 140/année, écart 74–180) plaintes au sujet des loups ont été signalées aux bureaux de district des pêches et de la faune. Les plaintes ont fait l'objet d'une enquête, ont été vérifiées ou rejetées au titre de la prédation et l'espèce de prédateur a été notée. Les plaintes portaient sur des animaux disparus, des carcasses découvertes où la cause de la mort n'était pas confirmée, des cas de harcèlement ou des observations de loups ainsi que des attaques de loups confirmées. Bjorge (inédit) a examiné 496 plaintes de ce type dans la région de la rivière de la Paix; 177 (36 %) étaient des attaques de loups confirmées. Des plaintes pour harcèlement et animaux disparus étaient souvent présentées à la hâte à cause de pertes antérieures dues aux loups.

Selon l'analyse de 379 demandes approuvées entre 1974 et 1980 [Programme d'indemnisation pour la prédation en l'Alberta (PIP)], 92 % des demandes concernaient le bétail, 5 % des moutons, 2 % des porcs, 1 % des chèvres et 1 % de la volaille (les chiens et les chevaux ne sont pas inclus dans le PIP). Dans la région de la rivière de la Paix, Bjorge (inédit) a examiné les rapports des plaintes du district et a constaté que 80 % concernaient le bétail, 6 % les moutons, 5 % les chiens, 5 % les porcs, 2 % la volaille, 1 % les chèvres et 1 % les chevaux.

Sur les 213 réclamations confirmées du PIP, 68 % se rapportaient à des terres privées et 32 % à des terres publiques louées. Sur les 363 réclamations approuvées, y compris les réclamations confirmées, les réclamations pour pertes probables et celles pour «animal disparu», 152 (42 %) provenaient de pâturages loués sur les terres publiques (88 % des réclamations pour «animal disparu» concernaient des pâturages cédés à bail). Dans le nord-ouest de l'Alberta, où les pâturages cédés à bail sont plus communs, Bjorge (inédit) a noté que 74 % des 129 réclamations confirmées pour attaques du bétail par les loups se rapportaient à des pâturages cédés à bail.

En Colombie-Britannique, l'élevage du bétail se fait le long de vallées fluviales étroites et cultivées entourées de forêts fréquentées par des populations d'ongulés sauvages et de loups, sur de vastes prairies semi-boisées de l'intérieur et autour d'établissements isolés. La fréquence de la prédation du bétail a augmenté en Colombie-Britannique pendant les années 1970, en partie à cause de l'augmentation récente du nombre des loups après la cessation du programme de contrôle intensif des loups dans les années 1950 (1979, ministère de l'Environnement, Colombie-Britannique, rapport inédit; Tompa, 1980).

Figure 2
Manifcstation saisonnière de la prédation confirmée des bovins par les loups en Alberta et en Colombie-Britannique

La Direction des pêches et de la faune a reçu, entre 1978 et 1980, 431 plaintes confirmées pour la prédation du bétail par les loups ($\bar{x}$ = 144, écart 113–174 — Tompa, présente publication). D'autres cas de prédation par les loups ont eu lieu, particulièrement dans les pâturages éloignés et boisés; la plupart des cas sont signalés comme animaux disparus (Tompa, présente publication).

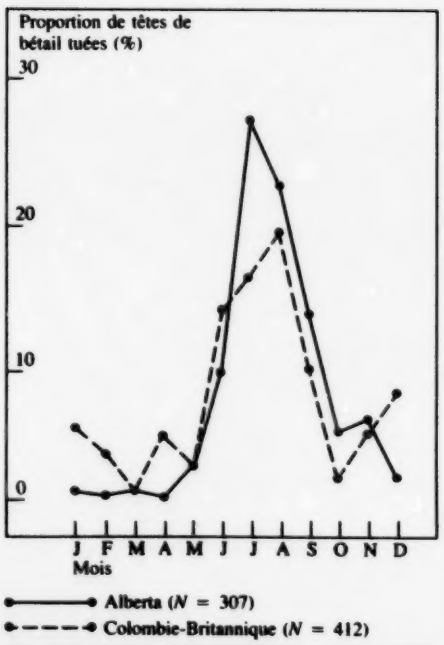
Sur les 427 plaintes confirmées, 136 (32 %) provenaient de terres publiques («habitats d'origine» ou «forêts») et 68 % de terres privées, dont 247 (56 %) sur des «pâturages cultivés», 20 (5 %) sur des «terres de culture intensive», 28 (7 %) sur des «établissements ruraux» et environ 1 % sur d'autres catégories de terres. Sur 402 animaux tués, 64 % étaient des bovins, 17 % des moutons, 7 % des chevaux, 5 % des chiens, 3 % de la volaille, 2 % des chèvres et 2 % des porcs, des lapins et autres animaux.

4. Fréquence saisonnière

Les données de l'Alberta et de la Colombie-Britannique (figure 2) indiquaient une fréquence maximale de la prédation du bétail par les loups en juillet et août. En Alberta, (PIP, 1974 à 1980) les pertes saisonnières de veaux par rapport à celles des animaux plus âgés étaient semblables, tandis qu'en Colombie-Britannique (Tompa, présente publication), la plupart (71 %) des pertes de veaux causées par les loups (mises à mort et mutilations) ont eu lieu pendant les mois d'été et la variation saisonnière des pertes de bétail plus âgé était négligeable. Dorrance (en préparation) a examiné les données du PIP en Alberta entre 1974 et 1978 et a signalé les pertes maximales de bétail en août et septembre.

Le fait que les pertes de bétail causées par les loups soient plus élevées en Colombie-Britannique qu'en Alberta est probablement lié à la proximité des loups et des pâturages d'hiver dans cette province (Tompa, présente publication). Il se peut que les pertes d'hiver en Colombie-Britannique soient aussi plus élevées parce que les données en Alberta comportent proportionnellement plus de pertes survenues dans les pâturages loués éloignés, utilisés seulement en été; la plus grande partie du bétail est

Figure 2



amenée dans des pâturages éloignés en mai et déplacée en octobre. Malgré la vulnérabilité des jeunes veaux en mai et juin, les cas de mises à mort par les loups ne sont pas aussi fréquents qu'à la fin de l'été. Le séjour des loups en tanière durant les mois de mai et juin limite leurs déplacements, ce qui entraîne probablement moins de contact avec le bétail que plus tard en été. De plus, les jeunes cervidés peuvent être plus faciles à tuer que les veaux.

En Alberta, 96 % des 110 moutons tués par les loups, dont 38 (35 %) étaient des agneaux, ont fait l'objet de 18 réclamations de juillet à octobre, sans variation mensuelle significative pendant la saison de pâturage. Sur ces 18 demandes, 72 autres moutons (46 % d'agneaux) ont été signalés comme disparus. Les pertes de moutons en Colombie-Britannique étaient aussi très fréquentes pendant la saison de pâturage (Tompa, présente publication).

Trente et un porcs ont été tués et 8 blessés, selon 8 réclamations confirmées en Alberta. Six demandes ont été présentées de juillet à septembre et 2 en décembre. La variation saisonnière n'est pas évidente dans la prédation des chevaux en Alberta et en Colombie-Britannique, mais elle l'est en ce qui concerne la prédation des chiens, dont la plupart ont été tués pendant les mois d'hiver (PIP; Bjorge, inédit; Tompa, présente publication).

5. Choix des proies

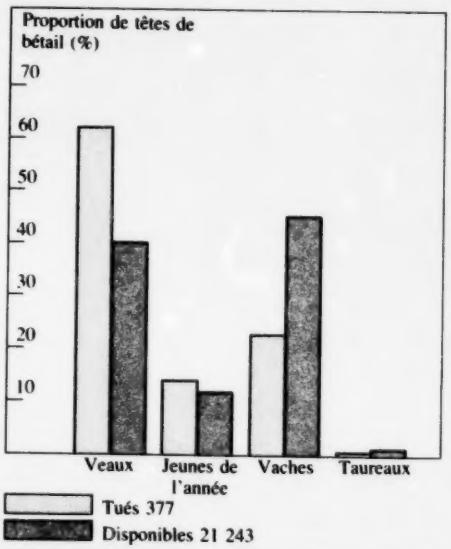
Sur 377 plaintes confirmées de bétail tué par les loups en Alberta entre 1974 et 1980, 62 % étaient des veaux, 15 % des jeunes d'un an, 23 % des vaches, et 0,2 % des taureaux (figure 3). Bjorge (inédit) a fait un relevé des rapports de peuplement selon l'âge et le sexe dans le nord-ouest de l'Alberta : 40,5 % de veaux; 12,3 % de jeunes d'un an; 45,7 % de vaches et 1,5 % de taureaux (N = 21 243). Si l'on considère ces chiffres comme étant représentatifs du taux de peuplement dans toutes les zones limitrophes de la province, le taux de mise à mort des veaux et des jeunes d'un an par les loups est plus élevé (P<0,001) que celui des vaches (figure 3). En Colombie-Britannique, 66 % des 260 bestiaux tués par les loups étaient des veaux, 31 % des jeunes d'un an et des vaches, et 3 % des taureaux (Tompa, inédit).

Apparemment, les loups ne préfèrent pas les agneaux aux brebis en Alberta; 42 % des 70 moutons tués entre mai et septembre étaient des agneaux (il y a environ 96 agneaux pour 100 brebis, M. Dorrance, communication personnelle). Les béliers sont à l'occasion tués par les loups; mentionnons notamment le cas où un loup solitaire a pénétré dans un enclos où se trouvaient 5 béliers, en a tué 4 et blessé gravement le cinquième (C. Cross, communication personnelle).

Il arrive parfois que les loups se livrent à de véritables carnages parmi le bétail. En 1981, une bande de 7 loups a tué ou gravement mutilé de nombreux moutons dans le centre de l'Alberta : 20 ont été tués ou ont dû être mis à mort. Selon les enquêteurs, il s'agit-là d'un cas où les loups initiaient leurs petits à tuer (R. Hanson, communication personnelle).

Figure 3
Densité d'occupation des bovins par âge et par sexe et animaux tués par les loups en Alberta

Figure 3



6. Gestion des conflits résultant de la prédation du bétail par les loups

6.1. Programme d'indemnisation pour la prédation (PIP)

Sur les quatre provinces de l'Ouest, seule l'Alberta dédommage les agriculteurs pour les pertes de bétail dues aux prédateurs; les pertes de bétail dues aux loups sont indemnisées dans d'autres pays comme l'Italie (Boitani et Zimen, 1975), au Minnesota (Fritts, inédit) et en Ontario (Kolenosky, présente publication). Instauré en 1974 en Alberta, mais avec effet rétroactif à 1972, le programme ne porte que sur les animaux destinés à l'industrie alimentaire. Les valeurs normales du bétail, fondées sur les marchés actuels, sont établies annuellement (p. ex. «vache» 1974 — 300 $, 1977 — 500 $, 1979 — 700 $). La valeur marchande des pertes doit dépasser 100 $. Les demandes sont examinées par l'un des deux comités régionaux constitués de producteurs privés et de représentants de l'État pour l'hygiène des animaux, la production et la gestion de la faune. Les pertes sont évaluées comme «probables» ou «confirmées» avec des niveaux correspondants de dédommagement, soit respectivement 50 ou 80 %. Les «pertes» englobent la mort, les blessures jugées fatales et la disparition des animaux survenues conjointement avec des mises à mort ou des blessures confirmées. Les paiements pour les animaux disparus ne sont pas approuvés tant que la prédation par les loups n'a pas été confirmée dans la région. Les plaintes font l'objet d'une enquête sur place par un personnel spécialisé dans les problèmes de la faune; la mise en cause du prédateur est mentionnée et des recommandations pour l'indemnisation sont notées sur les formules de demande. Bien que les données relatives au rejet des demandes n'aient pas été récapitulées par cas d'espèces (p. ex. détermination du prédateur), il est établi que 22 % des 2776 demandes ont été refusées entre 1976 et 1980.

Entre 1974 et 1980, 384 demandes relatives à la prédation du bétail par les loups ont été approuvées pour paiement [19 sont exclues des analyses suivantes puisqu'il s'agit de demandes spéciales pour des animaux «disparus seulement» concernant le projet Simonette (Bjorge et Gunson, présente publication)]. Sur les 365 demandes restantes, il y avait 244 (67 %) pertes confirmées d'animaux tués, 67 (18 %) étaient jugées probables, et 54 (15 %) concernaient des animaux disparus. Les demandes pour des pertes probables et confirmées comprenaient aussi des animaux disparus; en ce qui concerne les paiements approuvés pour 2347 animaux, 1636 (70 %) étaient portés disparus. La mention de ces nombreux animaux disparus dans les demandes approuvées peut se justifier par le fait que la plupart du bétail tué par les loups, du moins dans les pâturages éloignés, n'est probablement jamais découvert (Bjorge et Gunson, présente publication). Sur les 365 demandes, il a été signalé qu'en moyenne 6,4 animaux par demande étaient disparus.

Une indemnité moyenne de 956 $ (écart de 648 $ à 1520 $) a été payée pour 319 demandes faites entre 1975 et 1980. Les fluctuations annuelles des sommes versées (soit un écart de 29 828 $ en 1976 à 85 122 $ en 1979) sont liées au nombre des demandes, à une augmentation graduelle de la valeur marchande entre 1975 et 1980 et aux différences annuelles dans la proportion des demandes confirmées, probables et concernant des animaux disparus.

Le programme offre des données sur la prédation du bétail et facilite les communications avec les agriculteurs. Dans une certaine mesure, le programme peut aussi avoir pour effet que les agriculteurs et les propriétaires de ranch se familiarisent avec la faune et assurent une meilleure gestion.

6.2. Autres programmes de gestion

Le contrôle du nombre des loups a été le principal programme gouvernemental destiné à réduire la prédation du bétail par les loups dans l'Ouest canadien. Dans le passé, ce contrôle s'est voulu surtout préventif plutôt que défensif, c'est-à-dire que les loups ont été chassés de certaines régions pour réduire les pertes éventuelles. Bien que toutes les provinces de l'Ouest mettent en pratique un contrôle défensif dans des endroits précis, le contrôle préventif a été appliqué ces dernières années au Manitoba (Stardom, présente publication), en Colombie-Britannique (Tompa, présente publication), et en Alberta. L'élimination de la plupart des loups capturés dans le cadre du programme de contrôle du nombre des loups en Alberta, dans les années 1970, s'est effectuée en hiver, plusieurs mois après la prédation. Ce genre de contrôle est en partie défensif et en partie préventif. Dans certaines régions, les loups de la Colombie-Britannique sont pris au piège ou au collet à proximité d'appâts destinés à les attirer en hiver en vue de réduire leur nombre dans les zones-problèmes (A. Lay, communication personnelle).

Dans les quatre provinces, le contrôle du nombre des loups s'est fait au moyen de pièges ou de collets, d'armes à feu et de poison. Le cyanure (par carabine ou autrement) et la strychnine ont été utilisés dans toutes les provinces. Depuis 1979, le seul agent chimique autorisé pour les prédateurs en Colombie-Britannique en vertu des règlements provinciaux est le monofluoroacétate de sodium (composé 1080 — voir Tompa, présente publication), principalement à cause de sa sélectivité apparemment plus grande pour les canidés.

Le piégeage présente un grand potentiel à la fois en ce qui concerne le contrôle défensif (S. Fritts, 1981; U.S. Fish and Wildl. Service, rapport inédit; Kolenosky, présente publication) et le contrôle préventif du loup. Pour encourager les récoltes intensives de peaux de loups dans les zones limitrophes, les organismes de la faune dans l'Ouest canadien doivent favoriser l'expansion des programmes de piégeage des loups semblables à ceux qui viennent d'être récemment mis en oeuvre en Saskatchewan (W. Runge, communication personnelle). Des techniques de piégeage utilisées en hiver et consistant à immobiliser le loup par une patte ont été mises au point et montrées aux trappeurs. La chasse sportive et le piégeage commercial ont été inefficaces dans la lutte contre la prédation par les loups, malgré la souplesse des règlements de piégeage et de chasse. Selon nos estimations, moins de 100 loups sont capturés chaque année par les chasseurs sportifs en Alberta.

L'Alberta et la Colombie-Britannique semblent avoir des programmes de gestion plus diversifiés et disposer d'un personnel plus spécialisé dans les problèmes de la faune pour étudier et gérer la prédation par la faune (Roy et Dorrance, 1976; J. Gurba et D. Neave, 1979; Division de l'agriculture, des pêches et de la faune, Alberta, rapport inédit; Tompa, présente publication). En Alberta, un comité constitué de représentants provinciaux de la faune et de l'agriculture et chargé d'étudier la faune et ses problèmes a établi des politiques et des programmes depuis 1973. En Colombie-Britannique, plusieurs comités consultatifs régionaux de gestion des prédateurs et un comité provincial ont été mis sur pied en 1974 (Tompa, 1980). La gestion de la prédation par les loups reste difficile, en partie parce que le bétail pâture à longueur d'année sur des terres publiques boisées et éloignées où la surveillance et l'accès sont limités.

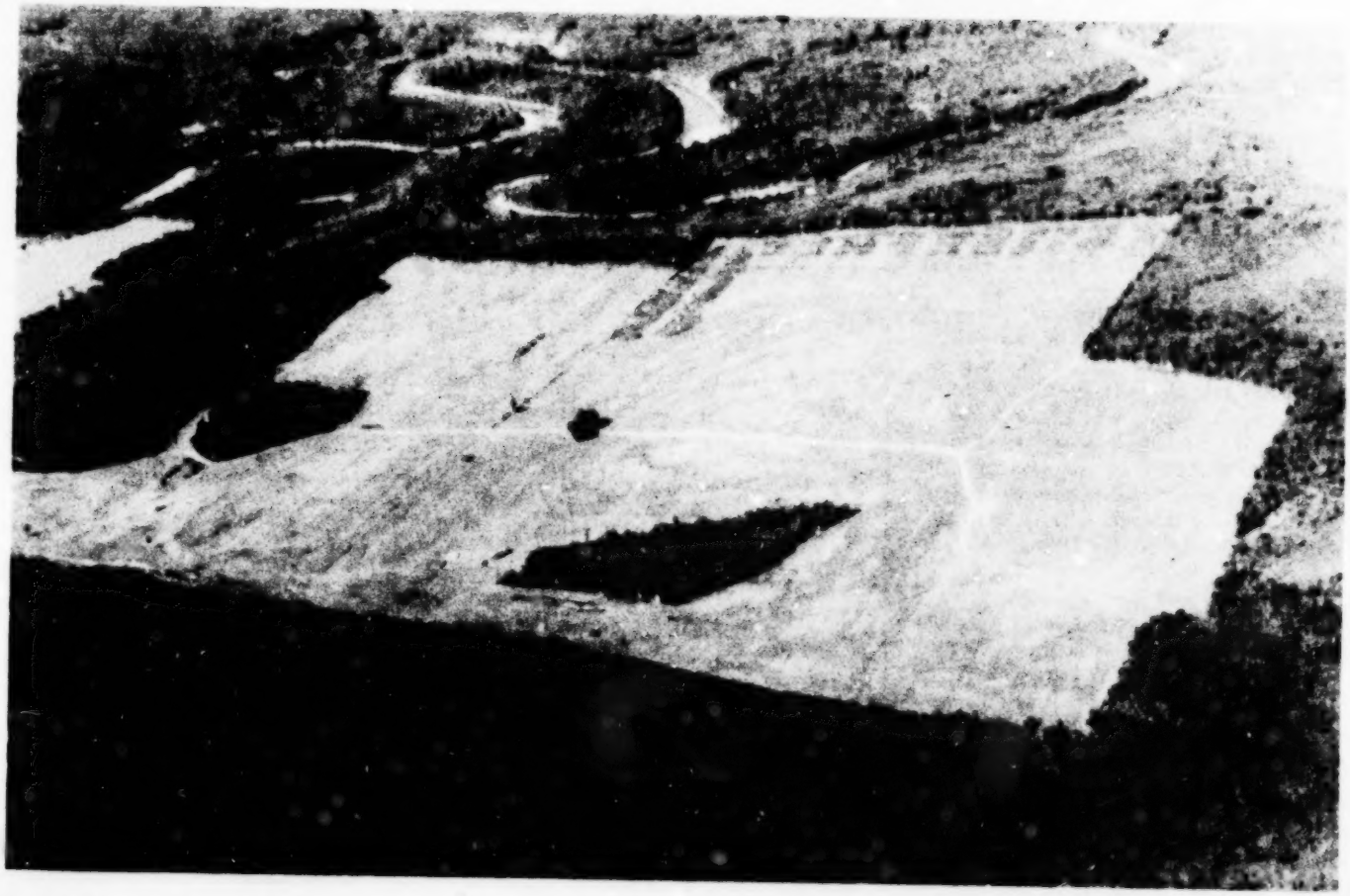
Dans l'Ouest canadien, où de vastes zones de terres publiques conviennent au pâturage, la prédation du bétail par les loups n'est pas près de cesser. Les administrateurs de la faune doivent travailler en collaboration étroite avec les propriétaires de ranch et les sociétés agricoles pour encourager l'élevage à l'écart des prédateurs et promouvoir les valeurs de toutes les espèces fauniques, y compris les prédateurs.

7. Remerciements

Nous tenons à exprimer notre reconnaissance à Frank Tompa qui nous a aimablement fourni des données sur la prédation du bétail par les loups en Colombie-Britannique. Nous remercions sincèrement A. Lay, D. Pastuk, W. Runge et H. Storm pour nous avoir communiqué des données sur leurs provinces. Nos remerciements s'adressent aussi à R.R. Bjorge, L.N. Carbyn, R. Hanson et R.O. Peterson pour leur précieuse révision de cet article.

Prédation du bétail causée par les loups dans les pâturages de la rivière Simonette dans le nord-ouest de l'Alberta

R.R. Bjorge et J.R. Gunson



Les problèmes les plus sérieux de prédation du bétail par le loup surgissent le long des zones limitrophes forestières-agricoles. Une bonne planification de l'utilisation des terres peut aider à réduire de tels problèmes (photo : J.R. Gunson)

1. Résumé

La prédation du bétail par les loups sur une superficie de 152 km^2 de pâturages boisés éloignés et cédés à bail le long de la rivière Simonette (54°55'N, 177°50'O) dans le nord-ouest de l'Alberta a été étudiée entre 1975 et 1981. Les loups, au cours d'une période où il n'y a eu aucune mesure de contrôle, sont passés d'environ 15 en 1975–1976 à environ 40 en 1979–1980. Au cours de l'été, des loups solitaires et un couple de loups ont été aperçus beaucoup plus souvent que des bandes dans les pâturages cédés à bail ou à proximité de ces derniers (<1,6 km). Le territoire des bandes était plus grand en hiver (503 km^2, $N = 6$) que l'été (263 km^2, $N = 6$). Les causes de la mort de 16 bestiaux sur 38 tués par les loups étaient connues et 51 autres animaux ont été mutilés. En été, le régime des loups comprenait des cervidés plutôt que du bétail; l'hiver, les cervidés représentaient 93 % des proies. La destruction des loups par la strychnine au cours de l'hiver 1979–1980 a réduit leur nombre à environ 13. Le nombre connu des bestiaux mutilés (8) et tués (3) en 1980 après le contrôle du nombre des loups a été réduit par rapport aux années antérieures. La mortalité du bétail variait de 2,9 % (sur 2288 têtes) en 1976 à 3,7 % (sur 558 têtes) en 1979, puis a diminué à 2,5 % (sur 1772 têtes) après l'application du programme de contrôle. Il se peut que ce programme soit inefficace, en hiver, pour l'élimination des loups solitaires prédateurs, puisque ces derniers fréquentent une aire plus vaste que celle des bandes et désertent souvent, l'hiver, les pâturages cédés à bail.

2. Introduction

On sait depuis longtemps que les loups tuent les animaux domestiques en Amérique du Nord (Young et Goldman, 1944; Pimlott, 1961). La prédation du bétail par les loups a été également signalée en Eurasie, notamment en Finlande et Scandinavie (Haglund, 1975), en Italie (Boitani et Zimen, 1975), en Union

Figure 1
Territoires de quatre bandes de loups dans des pâturages loués, ou près de ceux-ci, dans la région de la rivière Simonette au nord-ouest de l'Alberta en 1979–1980

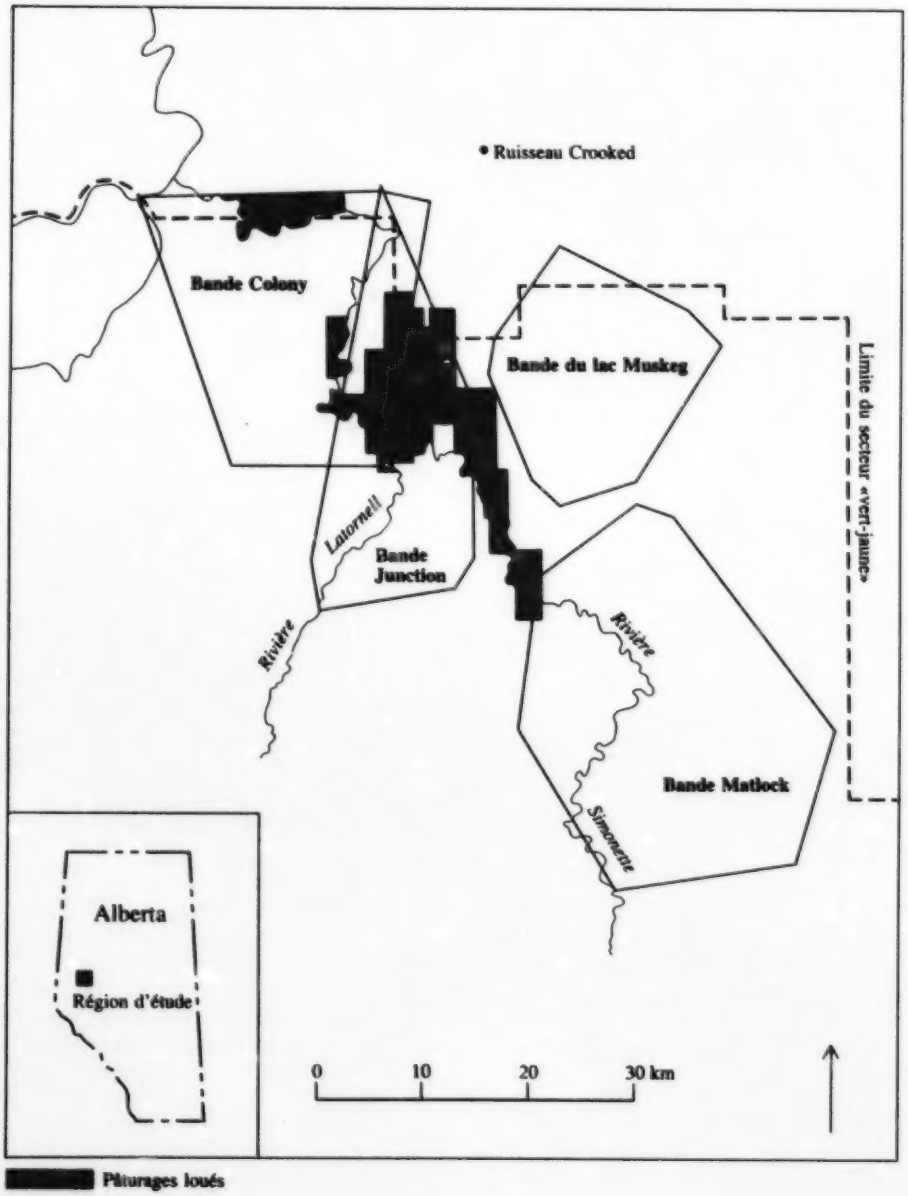
Soviétique (Bibikov, 1975) et en Yougoslavie (Bojovic et Colic, 1975). Les conflits qui en ont résulté entre les agriculteurs et les loups ont été en partie à l'origine des programmes de contrôle du nombre des loups (Young et Goldman, 1944). En Alberta, les loups fréquentent environ 404 000 km^2 ou 61 % de la superficie de la province (Gunson, présente publication). Bien que la plus grande partie de l'habitat fréquenté soit constitué de forêts inexploitées, la prédation du bétail a lieu le long de la vaste zone limitrophe forestière-agricole (Bjorge, 1980; Gunson, présente publication) et dans des zones boisées cédées à bail aux propriétaires de bétail. On sait peu de choses sur la prédation du bétail par les loups, ce sujet n'ayant pas été étudié à fond. Cet article résume les recherches effectuées sur le terrain et concernant la prédation du bétail par les loups dans des pâturages éloignés et cédés à bail de la région de la rivière Simonette dans le nord-ouest de l'Alberta.

3. Région étudiée

La région étudiée comprenait sept pâturages cédés à bail dont la superficie variait de 5 à 59 km^2 (figure 1). Tous les pâturages étaient situés sur des terres domaniales à proximité de la zone limitrophe forestière-agricole, le long de la rivière Simonette dans la partie sud de la région de la rivière de la Paix, en Alberta. Deux des pâturages loués à bail confinaient directement aux terres agricoles cédées et aux forêts domaniales, tandis que cinq pâturages s'étendaient à l'intérieur des forêts domaniales sur 4 à 20 km. Pendant la saison de pâturage de mai à octobre, le nombre d'animaux sur ces pâturages cédés à bail a varié de 1558 en 1979 à 2288 en 1976. La densité annuelle moyenne était de 12 à 15 bestiaux par km^2. Il n'y avait pas de bétail pendant les mois d'hiver.

La zone étudiée se trouve dans la forêt boréale (Rowe, 1972); le tremble (*Populus termuloides*) est l'essence dominante et le peuplier baumier (*Populus balsamifera*), le saule (*Salix* spp.) et l'aulne (*Alnus* spp.) étaient des essences communes. La topographie de la majeure partie de la région est généralement plate, mais elle est interrompue par les rives (jusqu'à 120 m de

Figure 1



profondeur) de nombreux ruisseaux et des rivières Simonette et Latornell.

Les ongulés sauvages étaient communs, particulièrement l'orignal (*Alces alces*) (1,3 par km^2, Bjorge, données inédites); le wapiti (*Cervus elaphus*), le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) et le cerf mulet (*O. hemionus*) étaient abondants par endroits. Le castor (*Castor canadensis*) et l'ours noir (*Ursus americanus*) étaient communs.

4. Matériel et méthodes utilisés

Nous avons capturé des loups avec 48 pièges Newhouse et 114 collets sembables à ceux utilisés par Nellis (1968) pour des coyotes (*Canis latrans*). Les loups capturés étaient immobilisés à l'aide d'une fourche à foin modifiée ou d'un bâton fourchu; nous les avons alors mesurés et examinés; nous leur avons fixé un collier émetteur (AVM Instrument Company, Champaign, Illinois) et nous les avons relâchés à l'endroit de la capture. Les loups ont été repérés par avion habituellement deux fois par semaine entre mai et octobre et une fois par semaine pendant les autres mois. Les emplacements ont été relevés sur des cartes forestières et leur aires maximales pour une période donnée ont été déterminées par la méthode des superficies minimales.

Nous avons relevé les traces de loups observées en hiver pour déterminer le nombre et l'emplacement approximatifs des loups. Nous avons pris note de tous les rapports concernant la mort de loups. Nous avons déterminé les habitudes alimentaires en recueillant et en analysant les excréments et en observant les prises. Les excréments des loups ont été distingués de ceux des coyotes par la taille (Weaver et Fritts, 1979) ou la présence d'indices de loups. Nous avons compté les entrées et les sorties du bétail des pâturages cédés à bail, nous les avons examinés pour déceler toute trace d'attaque par les loups ou les ours et, à l'occasion, nous avons observé le bétail dans les pâturages. Le bétail mort a été observé par les membres de l'équipe ou signalé par les éleveurs. Seul le bétail porteur de traces évidentes d'attaque, par exemple des marques de dents ou de griffes ou des traînées de sang, a été classé parmi les prises de prédateurs. Les marques de morsures étaient évidentes sur le bétail tué par les loups, tandis que les bestiaux tués par les ours laissaient voir des blessures causées par des griffes. Deux bestiaux, qui avaient été gravement mutilés par les loups,ont été par la suite tués par les éleveurs de bétail et classés comme mis à mort par les loups.

Entre 1976 et 1980, le programme fédéral de contrôle des loups a été suspendu, et les éleveurs de bétail ont été dédommagés pour leurs pertes au titre d'un programme spécial d'indemnisation pour la prédation (PIP) à 100 % de la valeur normalisée du bétail établie chaque année, dans le cas de mises à mort confirmées, et à 80 % pour tous les autres bestiaux disparus à l'automne. Les dédommagements normalisés du PIP sont fondés sur 80 % des mises à mort confirmées et 50 % des pertes probables (Gunson, présente publication). Le contrôle gouvernemental du nombre des loups a ensuite repris dans la région étudiée en 1979–1980. Les programmes de limitation du nombre des loups et du PIP étaient offerts avant le début de cette recherche en 1976.

Nous avons effectué des tests de chi deux pour déterminer les différences dans la fréquence des incursions des loups solitaires et en bandes dans les pâturages cédés à bail et pour établir la mortalité du bétail par âge.

5. Résultats et analyse

5.1. Nombre de loups et territoires

Le nombre des loups fréquentant la zone étudiée est passé d'un nombre estimatif de 14 à 15 au milieu de l'hiver 1975–1976 à 39–40 au milieu de l'hiver 1979–1980 (tableau 1). Cette augmentation était probablement due à une reconstitution de la population après le programme de contrôle du nombre des loups par l'État, qui avait permis d'éliminer au moins 11 loups en 1973–1974. La taille moyenne de la bande au début de l'hiver pour 5 bandes suivies par radio, sur un total de 10, était de 6,9 animaux (variation de 3 à 12).

Les loups solitaires étaient présents chaque année. Selon des observations de traces pendant les hivers 1975–1979, 6 à 20 % de la population se composaient de loups solitaires. Sur les 21 loups tués au cours du programme de contrôle de 1979–1980, 3 (14 %) ont été classés comme des loups solitaires. Ces chiffres sont comparables à ceux pour le centre de l'Alberta recueillis par Fuller et Keith (1980), qui ont évalué à 17 % le nombre de loups solitaires.

Le territoire de toutes les bandes était plus petit en été (mai–octobre) qu'en hiver (novembre–avril) (tableau 2), ce qui contredit les résultats de Cowan (1947), d'après qui l'aire estivale du loup dans le parc national de Jasper (Alberta) était plus grande que l'aire d'hiver. Cependant, Carbyn (1975*a*) a conclu que l'aire d'hiver des loups dans la même région était plus vaste. Trois bandes suivies à la trace par radio couvraient des territoires de 263 km^2 de superficie moyenne au cours de six étés et de 503 km^2 les hivers suivants. Les territoires des loups solitaires étaient généralement plus vastes que ceux des bandes. Le territoire moyen de 4 loups solitaires surveillés en été et en hiver (une moyenne de 261 jours) était de 2322 km^2. Jordan *et al.* (1967) et Van Ballenberghe *et al.* (1975) ont signalé que des loups solitaires fréquentaient les territoires de plusieurs bandes, comme c'était le cas ici.

La densité des loups dans deux bandes, au cours de l'hiver 1978–1979, était de un loup par 71 km^2; la densité de quatre bandes au cours de l'hiver 1979–1980 était de un loup par 47 km^2. Ces chiffres, qui n'incluent pas les loups solitaires dans les territoires d'hiver des bandes, sont supérieurs à d'autres chiffres

Tableau 1
Tendances des populations de loups au milieu de l'hiver dans la région de la rivière Simonette au nord-ouest de l'Alberta, de 1975 à 1981*

Hiver	Évaluation du nombre de loups	Nb. de bandes†	Solitaires
1975–1976	14–15	3	2–3
1976–1977	23–25	3	2–3
1977–1978	29–33	5	2–3
1978–1979	28–31‡	5	2–3
1979–1980	39–40 (12–13)§	7	3–4
1980–81	15–16	2	3–4

*Données télémétriques et pistes dans la neige.
†Y compris les couples.
‡Six loups ont été éliminés illégalement en 1978.
§Après un programme de contrôle.

signalés pour l'Alberta. Fuller et Keith (1980) ont évalué les densités des bandes près de Fort McMurray (Alberta) à un loup par 158 km^2 et près des collines Swan (Alberta) à un loup par 90 km^2.

5.2. Présence des loups sur les pâturages cédés à bail

Quatre loups solitaires, un couple et un loup traînant à quelque distance de sa bande ont été localisés par radio dans des pâturages cédés à bail ou à proximité de ces derniers (<1,6 km) au cours de 46 % des 124 repérages lorsque le bétail était présent et au cours de 5 % des 121 repérages lorsque le bétail était absent (tableau 3). Par contre, les loups faisant partie de bandes ont été localisés dans les pâturages au cours de 31 % des 338 repérages lorsque le bétail était présent, et 22 % des 374 repérages lorsque le bétail était absent. Les différences d'aires d'été entre les loups solitaires et les loups en bandes étaient significatives (P <0,01), ce qui laisse supposer une plus forte tendance des loups solitaires à rechercher le bétail.

Le comportement du loup n° 2, une femelle adulte, était assez typique des autres loups solitaires. Au cours de l'été 1976, cette louve a été localisée dans des pâturages cédés à bail au cours de 7 des 16 repérages, mais <10 % des 1629 km^2 de son territoire se trouvaient dans des pâturages cédés à bail. Après le départ du bétail à la fin d'octobre, elle a quitté la région étudiée au début de novembre, traversé une grande autoroute et occupé une aire à environ 50 km au nord de son habitat antérieur. Au cours de l'hiver, elle a été localisée par radio, 5 fois sur 16, dans un rayon de 1,6 km autour des exploitations agricoles où se trouvait le bétail.

En sept ans, sur 3 bandes surveillées, seule la bande Junction était régulièrement associée au bétail pendant un été (77 % des 60 repérages lorsque le bétail était présent et 24 % des 109 repérages lorsque le bétail était absent). Cette bande a quitté le pâturage dans les 3 jours qui ont suivi le départ du bétail en automne 1979 et a suivi le bétail sur un pâturage adjacent cédé à bail.

Tableau 2
Territoires d'hiver et d'été des loups dans la région de la rivière Simonette au nord-ouest de l'Alberta

Identification du loup à la bande	Période	Grandeur du territoire (km^2)					
		Été			Hiver		
Matlock	1976–1977	232	(19 juin–26 oct.)	22*	735	(2 nov.–20 avril)	25*
	1978–1979	476	(18 juil.–31 oct.)	64	878	(2 nov.–20 avril)	54
Colony	1978–1979	265	(3 mai–31 oct.)	46	334	(3 nov.–26 avril)	34
	1979–1980	317	(2 mai–31 oct.)	59	386	(2 nov.–29 avril)	91
	1980–1981	183	(5 mai–31 oct.)	80	403	(3 nov.–30 janv.)	31
Junction	1979–1980	104	(20 août–31 oct.)	60	297	(3 nov.–21 fév.)	109
	1976–1981	263		56	503		58
Solitaire 2	1976–1977	1639	(9 août–26 oct.)	18	2404	(2 nov.–26 avril)	21
Solitaire 8	1978–1979	1151	(9 mai–31 oct.)	38	689	(2 nov.–28 fév.)	14
Solitaire 21	1980–1981	535	(22 juil.–1er oct.)	11	79	(12 nov.–30 avril)	19
Solitaire 22	1980–1981	318	(24 juil.–31 oct.)	11	1348	(2 nov.–30 avril)	23
	1976–1981	911		20	1130		19

*Nombre de repérages radio (relèvements).

Trente et une (79 %) des 39 déjections recueillies l'été 1979, dans une aire de rendez-vous située sur le territoire de la bande Junction, contenaient des restes de bétail. Par contre, au cours de l'été 1979, des restes de bétail ne se trouvaient que dans 9 (17 %) des 52 excréments prélevés dans deux aires de rendez-vous de la bande Colony, tandis que les 21 excréments provenant d'une aire de rendez-vous de la bande du lac Muskeg n'en contenaient aucun. La prédation apparente de la bande Junction sur le bétail était liée au fait que son aire d'été était presque entièrement comprise (86 %) dans des pâturages cédés à bail. Par contre, 15 % seulement des aires d'été des deux autres bandes (Matlock et Colony), pendant six étés en tout, incluaient des pâturages cédés à bail.

Six bestiaux ou moins manquaient au rassemblement (fin de l'été) dans les pâturages cédés à bail situés dans les territoires des bandes munies d'un collier émetteur, pendant 5 des 7 étés, ce qui laisse supposer que les bandes ne s'attaquent habituellement pas en force au bétail. Ces dernières comprenaient la bande Matlock en 1976, 1978 et 1979, et la bande Colony en 1978 et 1979. Bien que 4 des 7 bandes aient tué chacune au moins un animal, elles se nourrissaient principalement de proies sauvages.

Après la disparition des loups, surtout en bandes (seulement 3 des 21 loups étaient des animaux solitaires) au cours du programme de contrôle de 1979–1980, le taux de mortalité du bétail a baissé en 1980 (tableau 4). Au cours de l'été 1980, les loups solitaires étaient plus courants dans la zone étudiée que pendant les étés antérieurs; trois des cinq loups capturés en 1980 étaient solitaires par rapport à 0 sur 10 en 1979 et 1 sur 6 en 1978. Bien que les loups solitaires aient été plus tributaires du bétail que les bandes, la prédation totale par les loups en bandes peut avoir été plus grande que celle des loups solitaires. De plus, il se peut que certains des loups solitaires présents en 1980 n'aient pas encore appris à tuer le bétail.

6. Habitudes alimentaires

Les restes de bétail ne se trouvaient dans les excréments de loups que pendant la période de pâturage (tableau 5). Les restes de cervidés se trouvaient dans les excréments à la fois pendant les saisons de pâturage et d'absence au pâturage, mais le plus fréquemment en hiver. Il y avait des restes de bétail dans 50 (20 %) des 245 excréments de loups recueillis entre 1976 et 1980. Les loups ont dévoré au moins 15 des 34 carcasses de bestiaux morts par ballonnement, empoisonnés par

des plantes vénéneuses ou tués par des ours ou autres causes inconnues. Les carcasses du bétail tué par les loups étaient complètement dévorées, principalement par les loups.

7. Mortalité du bétail

La mortalité totale du bétail pâturant sur les terres cédées à bail est passée de 2,9 % en 1976 à 3,7 % en 1979 (tableau 4). Pendant la période où on n'appliquait pas de mesures de contrôle du nombre des loups, le taux de mortalité générale était beaucoup plus élevé ($P < 0{,}001$ dans les deux cas) pour les veaux de 0 à 12 mois (5,8 %) et les jeunes d'un an (3,3 %) que pour les adultes (1,3 %).

Au cours de la période d'étude, une analyse du taux de mortalité du bétail montre que dans 38 cas où la cause de mortalité du bétail était connue, 16 (42 %) avaient été tués par des loups, 4 (11 %) par des ours noirs et 18 (47 %) par d'autres causes comme les plantes vénéneuses, le ballonnement et la pneumonie. La majorité des bestiaux morts n'ont pas été retrouvés à cause de l'éloignement et de la vaste superficie des pâturages ainsi que de la densité de la forêt. Nous croyons que le bétail tué par les prédateurs était plus difficile à découvrir que le bétail mourant d'autres causes, étant donné qu'il avait été dévoré en plus grande partie. Les carcasses de bétail adulte étaient plus susceptibles d'être découvertes que celles du bétail plus jeune. Par exemple, 36 % de tout le bétail adulte manquant ont été trouvés morts, contre seulement 7 % de tous les veaux disparus. Les résultats de cette étude (tableau 6) et de celle portant sur tout le nord-ouest de l'Alberta (Bjorge, en préparation) indiquent que les veaux et les jeunes d'un an ont été tués à des taux plus élevés que les adultes (Gunson, présente publication). Ainsi, le bétail le plus souvent tué avait le moins de chances d'être découvert. Il est donc possible que notre estimation du bétail tué par les loups et les ours soit faible.

Après l'application des mesures de contrôle du nombre des loups au cours de l'hiver 1979–1980, qui a réduit leur nombre d'environ 70 %, le taux de mortaltié du bétail a baissé de 3,7 % en 1979, à 2,5 % en 1980 (tableau 4). En supposant que d'autres facteurs de mortalité soient approximativement égaux en 1979 et 1980, la baisse du taux de prédation par les loups expliquerait apparemment la baisse du taux de mortalité. Bjorge (en préparation) a comparé la mortalité du bétail dans des réserves provinciales de pâturages (Provincial Grazing Reserves, PGR), en grande partie sans prédateurs et gérées de façon intensive dans le nord-ouest de l'Alberta, avec celui du bétail des pâturages de Simonette. Les pertes totales sur les PGR entre 1976 et 1979 étaient en moyenne de 1,2 % comparées à 3,3 % dans la zone étudiée de Simonette au cours de la même période. Si le taux de mortalité dû à d'autres causes était égal dans les deux régions, le taux de mortalité maximal dû aux prédateurs (loups et ours) serait alors approximativement de 2,1 % dans les pâturages de Simonette (tableau 7).

Tableau 3
Repérages radio de solitaires, de couples ou de bandes dans les pâturages cédés à bail ou près de ceux-ci (<1,6 km) dans la région de la rivière Simonette au nord-ouest de l'Alberta

État	Identification du loup à la bande	Présence dans les pâturages ou près de ceux-ci	
		Période de pâturage	Période d'absence au pâturage
Solitaire	2	7/18*	1/21
	8	15/38	0/14
	21	6/11	0/19
	22	6/11	0/23
	25	–	0/19
	13	13/31	5/25
Couple	1	10/15	–
Total		57/124 (46,0 %)	6/121 (5,0 %)
Bande	Matlock	10/93	8/109
	Colony	50/185	47/156
	Junction	46/60	26/109
Total		106/338 (31,4 %)	81/374 (21,7 %)

*Sept des 18 repérages radio ont indiqué des animaux dans les pâturages ou près de ceux-ci pendant la période de pâturage.

Tableau 4
Taux annuels de pertes et de mutilations infligées par les loups aux bovins dans les pâturages cédés à bail de la rivière Simonette au nord-ouest de l'Alberta

Année	Nb. de bovins dans la région d'étude	Pertes totales (%)	Animaux mutilés par les loups	Animaux tués par les loups*	Loups présents
1976	2288	2,85	6	1	23–25
1977	2023	3,46	5	1	29–33
1978	1784	3,58	13	3	28–31
1979	1558	3,65	19	8	39–40
1980	1772	2,48	8	3	16–17†

*Ces valeurs ne comprennent que les victimes connues; les autres pertes n'ont pas été enregistrées.
†Au cours de 1979–1980, un programme de contrôle a permis d'éliminer 21 loups; 6 autres ont été abattus au fusil, piégés ou trouvés morts.

Tableau 5
Éléments du régime alimentaire des loups observés dans les déjections sur les pistes du secteur de la rivière Simonette au nord-ouest de l'Alberta

	Déjections (%)											
	Période de pâturage (mai–oct.)						Période d'absence au pâturage (nov.–avril)					
Élément du régime	1976 (*N* = 37)	1977 (*N* = 45)	1978 (*N* = 73)	1979 (*N* = 60)	1980 (*N* = 30)	1976–1980 (*N* = 245)	1975–1976 (*N* = 18)	1976–1977 (*N* = 70)	1977–1978 (*N* = 80)	1978–1979 (*N* = 41)	1979–1980 (*N* = 70)	1975–1980 (*N* = 279)
Bovins	32,4	11,1	15,1	21,5	30,0	20,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Cervidés	54,0	66,6	56,2	40,0	30,0	50,6	100,0	98,6	83,8	92,7	96,0	92,8
Castor	21,6	24,4	28,8	20,0	6,7	22,0	5,6	0,0	7,5	4,9	5,7	4,7
Lièvre	5,4	17,5	28,7	36,7	57,0	28,6	0,0	2,9	15,3	12,2	31,4	14,6
Oiseaux	13,5	15,5	4,1	8,3	3,0	8,6	0,0	2,9	8,7	2,4	1,4	3,9

8. Âge et sexe du bétail attaqué

Les loups tuent souvent les proies jeunes, vieilles ou infirmes (Fuller, 1962; Pimlott *et al.*, 1969; Mech, 1970). Dans notre étude, beaucoup plus ($P < 0{,}001$) de veaux et de jeunes d'un an ont été attaqués (tués ou mutilés) que des adultes (tableau 6). Aucune infirmité n'a été constatée chez les veaux ou les jeunes d'un an tués. Cependant, deux des cinq vaches tuées étaient en mauvaise santé avant l'attaque; l'une était faible et estropiée et l'autre était malade et avait été séparée du troupeau. Ces données laissent penser que les loups ne tuent pas le bétail au hasard, mais choisissent des individus jeunes, sans expérience ou infirmes, laissant les adultes en bonne santé relativement à l'abri de la prédation.

Les bestiaux se faisaient surtout attaquer à l'arrière-train, notamment à la queue, la vulve et la partie inférieure de la cuisse. À l'occasion, les animaux étaient attaqués de face, à savoir au nez et aux oreilles, à l'arrière des pattes de devant, à l'avant des pattes de derrière ainsi qu'au ventre.

Tableau 6
Bovins tués et mutilés par les loups dans les pâturages cédés à bail du secteur de la rivière Simonette au nord-ouest de l'Alberta en 1976–1980

	Têtes de bétail (%)			
Cohorte	Dans la région d'étude	Mutilés	Tués	Total
Veau	3448	28 (0,81)	8 (0,23)	36 (1,04)
Jeune d'un an	1925	15 (0,78)	3 (0,16)	18 (0,94)
Vache	3913	8 (0,20)	5 (0,13)	13 (0,33)
Taureau	140	0 (0,00)	(0,00)	0 (0,00)

9. Conclusions et recommandations de gestion

Le bétail qui pâture l'été représente une concentration de proies potentielles pour les loups. Même si les loups solitaires et une bande semblent avoir été fortement tributaires du bétail de Simonette, ce n'est pas le cas pour les loups d'autres bandes. La prédation limitée du bétail par les loups est probablement due à une abondance de proies sauvages et au chevauchement restreint du territoire d'été des bandes et des pâturages cédés à bail.

La supposition selon laquelle les loups solitaires et en couples dépendent plus du bétail que les bandes est intéressante et a des répercussions importantes pour le contrôle des loups. La principale technique utilisée en Alberta pour supprimer les loups qui s'attaquent au bétail l'été est l'empoisonnement par la strychnine en hiver. Les mesures de contrôle en hiver ne permettent pas toujours d'éliminer les loups solitaires qui posent des problèmes. Cela est dû au fait que les loups solitaires parcourent de grandes distances et semblent éviter les pâturages cédés à bail lorsque le bétail est absent. Par contre, les bandes ont tendance à occuper, dans l'ensemble, le même territoire pendant les mois d'hiver et d'été, bien que les territoires d'hiver soient considérablement plus vastes. Les bandes vivant sur les vastes habitats d'hiver sont relativement vulnérables aux appâts de strychnine, tandis que les loups solitaires très dispersés ne le sont pas. Les personnes chargées d'enquêter sur le bétail tué par les loups devraient essayer de préciser si la prédation est due à un loup solitaire ou à une bande.

Une plus grande importance devrait être accordée aux mesures de contrôle du nombre des loups dans des endroits particuliers, en été, au lieu des mesures actuelles appliquées dans des régions générales de pâturages cédés à bail en hiver, particulièrement là où il y a des loups solitaires. Les pâturages cédés à bail ne devraient pas être situés au-delà de quelques kilomètres de la zone limitrophe forestière-agricole. Avant la signature ou le renouvellement du bail, les personnes devraient être averties du fait que des pertes dues à des prédateurs sont possibles. Seuls les animaux en bonne santé devraient pâturer dans les pâturages à bail; les animaux malades devraient être soignés ou éliminés.

Tableau 7
Mortalité des bovins causée par les prédateurs et d'autres facteurs dans le secteur de la rivière Simonette au nord-ouest de l'Alberta

	Cause de la mort		
Cohorte	Loups	Ours	Autres*
Vache	5	0	9
Veau	8	1	6
Jeune d'un an	3	3	3
Taureau	0	0	0
Total	16	4	18

*Y compris le ballonnement, l'empoisonnement et la pneumonie.

10. Remerciements

Nous remercions W. Johnson, notre technicien qui a travaillé sur le terrain pendant la majeure partie de l'étude, ainsi que C. Dobson, R. Hunter, C. Judd, D. Nelson, K. Schmidt, D. Wig, W. Wynnyk, sans oublier tous ceux qui nous ont apporté une aide précieuse sur le terrain. P. Cole, R. Hunter et S. Myers ont procédé aux analyses des excréments. Nous adressons nos remerciements à A. Farrants, A. Frank, G. Gilbertson, C. Hockley et G. St. Arnaud du district des pêches et de la faune de Valleyview pour leur soutien logistique. G. Whenham et G. Summers du Programme d'indemnisation pour la prédation de l'Alberta (ministère de l'Agriculture de l'Alberta) ont participé à la mise en oeuvre du programme d'indemnisation. J. Hogg a dactylographié les ébauches de cet article. Nous remercions enfin les éleveurs de bétail pour leur coopération.

Solutions apportées aux problèmes causés par les loups en Colombie-Britannique et évaluation des conflits et des programmes

Frank S. Tompa

1. Résumé

Entre 1978 et 1980, les loups en Colombie-Britannique ont fait l'objet de plaintes pour avoir attaqué 420 têtes de bétail et 13 chiens domestiques et porté atteinte à la sécurité de l'homme. Bien sûr, cet animal ne saurait menacer l'industrie de l'élevage du bétail, mais sur le plan individuel, il peut devenir un lourd fardeau pour les éleveurs. Les veaux représentent la proie domestique la plus facile pour le loup, et la majorité des pertes infligées au bétail surviennent à l'été et à l'automne. Un grand nombre de plaintes sont formulées au cours de l'hiver et portent sur le harcèlement par des loups rôdant autour des agglomérations rurales. Les méthodes d'élevage peuvent influer sur l'interaction du loup et du bétail. La survie des individus à l'origine des problèmes et qui forment 5 % de la population provinciale ne semble pas dépendre des animaux domestiques. La répression est plus efficace lorsqu'elle est dirigée contre les loups accusés d'attaques contre le bétail et moins efficace lorsque les mesures sont prises en réponse aux plaintes de harcèlement. L'actuel programme de contrôle sur les lieux spécifiques ne menace pas la population provinciale des loups. Une gestion souple grâce à des mesures diverses est essentielle pour ramener à des niveaux acceptables les conflits entre le loup et l'homme et pour prévenir la chasse incontrôlée de cet animal par des méthodes illégales.

2. Introduction

Le loup (*Canis lupus*), considéré en Colombie-Britannique au même titre que les animaux nuisibles jusqu'en 1955, est maintenant reconnu comme un élément valable de la faune provinciale et protégé par des mesures coercitives en matière de chasse et de pêche (Programme préliminaire de gestion du loup,[1] ministère de l'Environnement, Colombie-Britannique). Le loup abonde dans la plupart des régions de la province et constitue, sur le plan local, une menace tant à la sécurité de l'homme qu'à la tranquillité des éleveurs de bétail. Ces conflits localisés et sporadiques se produisent fréquemment dans des endroits isolés, habituellement limités au pied des vallées, à l'intérieur des pâturages et en d'autres lieux où existent souvent des possibilités agricoles latentes, dans un immense territoire sauvage et montagneux.

La politique du ministère en matière de gestion des prédateurs appliquée à partir de 1979 fait en sorte que les mesures de contrôle du nombre des loups ne soient appliquées qu'en un lieu particulier où les plaintes d'attaque et de harcèlement à l'endroit des animaux domestiques et de menace à la sécurité de l'homme ont été confirmées (Tompa, présente publication). La politique vise à ce que, dans la mesure du possible, les conflits relatifs au bétail soient résolus par l'amélioration des méthodes d'élevage et que la répression s'exerce contre les loups solitaires ou en bandes à l'origine des problèmes locaux. La gestion doit être souple pour s'adapter à un variété de circonstances locales. La politique a été conçue plutôt pour répondre aux objectifs de gestion du ministère que pour obtenir des renseignements utiles à la recherche expérimentale en cette matière.

Le présent exposé examine l'applicabilité et l'efficacité des différentes méthodes de gestion du loup dans le cadre de la politique existante.

3. Méthodes

Un grand nombre de données proviennent des formulaires de plaintes relatives aux problèmes de la faune. Ces formulaires ont été adoptés le 1er janvier 1978 pour faciliter le traitement des données par ordinateur. Ils sont remplis par les fonctionnaires compétents du ministère qui font enquête sur les plaintes, appliquent les programmes de gestion et formulent des recommandations.

Une distinction est établie entre les attaques et le harcèlement par les loups. Dans le premier cas, la victime en meurt ou elle est estropiée, tandis que dans le second les circonstances font que, même si aucun dommage n'en résulte, la présence des loups peut être perçue comme une menace réelle ou potentielle à la sécurité de l'homme et des animaux domestiques. Les plaintes sont rejetées lorsque la présence des loups ne peut être confirmée.

Les pertes financières des éleveurs de bétail sont calculées d'après les pertes annuelles moyennes dans différentes catégories de bétail et d'après les prix du marché au mois de janvier de chaque année. Les blessures diminuent la valeur marchande et peuvent nécessiter l'abattage prématuré d'un animal. Les frais de vétérinaire et les coûts d'investissement supplémentaire risquant d'être substantiels, les blessures sont considérées comme une perte totale du point de vue financier.

Seules les données de 1978, 1979 et 1980 ont été utilisées pour les comparaisons annuelles et à titre indicatif des tendances saisonnières. Les données du 1er janvier au 31 mars 1981 n'ont été incluses que lorsque le regroupement des renseignements n'entraînait pas d'inexactitudes. Les données de toutes les régions de la province ont été réunies de manière à évaluer et à décrire les divers aspects des conflits entre le loup et l'homme et obtenir une vue générale des méthodes de contrôle et des programmes de gestion. Les données ont également été groupées d'après les zones de conflits où les problèmes avec le loup, l'activité humaine (garde des chiens domestiques et élevage des animaux), les programmes de gestion en cours et d'autres facteurs semblaient interreliés pendant la période de signalement. Dans les localités où les problèmes avec les loups sont constants, les zones conflictuelles ont été déterminées à partir des données sur les déplacements d'une même bande de loups ou d'une succession de bandes s'attaquant au même groupe de plaignants.

L'efficacité des mesures de contrôle faisant suite à l'établissement du dossier sur les pertes de bétail est cotée bonne si aucune perte n'est enregistrée pendant un an, modérée pendant 6 mois, et faible pendant trois mois. De même, lorsque le contrôle fait suite à une plainte de harcèlement, l'efficacité est également mesurée par la durée de l'accalmie au cours de laquelle aucune perte n'est signalée.

4. Résultats

4.1. Résultats de l'étude

La Direction des pêches et de la faune du ministère de l'Environnement de la Co-

[1] Voir jusqu'à la fin de l'article.

lombie-Britannique a enregistré, de 1978 à 1980, 19 plaintes pour menace à la sécurité de l'homme, 13 et 420 respectivement pour attaque contre les chiens et le bétail. Le nombre des chiens et des bestiaux tués ou estropiés par les loups figure au tableau 1. Bien que les problèmes aient été signalés de tous les coins de la province, ils étaient plus particulièrement concentrés dans les zones à forte densité de bétail situées sur le territoire provincial des loups (Tompa, présente publication).

Les pertes confirmées attribuables aux loups dans toutes les catégories importantes de bétail étaient généralement inférieures à 0,1 % des populations provinciales respectives (tableau 2). Le ministère ne possède pas de renseignements fiables sur les pertes non signalées de bétail ou sur les pertes dans les aires estivales éloignées, signalées trop tardivement pour qu'il ait été possible de les vérifier. Cependant, les statistiques indépendantes recueillies par l'association des éleveurs de bétail de la Colombie-Britannique (BCCA, 1978–1980, rapport inédit) indiquent que le total des bêtes tuées dans toute la province, et dont la perte est attribuée aux loups par les propriétaires, ne dépasse pas 0,1 %. Le plus haut taux de pertes de bétail imputables aux loups et déclarées par les propriétaires de bestiaux du Minnesota entre 1977 et 1980 a été de 0,045 % (S.H. Fritts, communication personnelle).

Entre le 1er janvier 1978 et le 31 mars 1981, 243 exploitations de bétail individuelles ont signalé des problèmes avec les loups au moins une fois, dont 194 producteurs ayant perdu des animaux à cause d'eux, 32 producteurs ayant subi des pertes financières pendant deux années civiles, et 3 producteurs ayant essuyé des pertes pendant une année civile et vu leurs bêtes harcelées par les loups pendant deux autres années civiles. Les producteurs ayant des difficultés chroniques à cause des loups représentent moins de 2,5 % d'un minimum de 1500 exploitations d'élevage de bovins et de moutons situées sur le territoire provincial des loups.

En moyenne, 60 producteurs subissent chaque année des pertes infligées par les loups et estimées à environ 1120 $ par producteur. Ces chiffres représentent de 9 à 22 % du revenu agricole annuel net d'un ranch type (ministère de l'Agriculture, Colombie-Britannique, rapport inédit). Compte tenu des taux de production réduits à cause des pertes de bétail et des coûts d'investissement accrus, les pertes réelles de chaque producteur peuvent dépasser les chiffres indiqués et devenir excessives, si elles se répètent tous les ans.

En outre, la majorité des pertes de bétail se produisent à la limite des terres agricoles et frappent apparemment les propriétaires de ranchs ayant des revenus faibles et moyens. Les exploitations agricoles à revenu élevé non seulement semblent mieux situées, mais leurs propriétaires sont en mesure d'embaucher des gardiens de troupeau et d'utiliser d'autres

Tableau 1
Bétail tué (t) et mutilé (m) d'après une vérification du personnel de la Direction des pêches et de la faune (1978–1980) et pertes financières annuelles qui en découlent

	1978			1979			1980			Moyenne annuelle				
	t	m	Total	t	m	Total	t	m	Total	t	m	Total	Valeur/* tête ($)	Perte/ année ($)
Veau laitier	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0,3	0,3	0,7	120	84,00
Vache laitière	1	0	1	1	1	2	3	0	3	1,7	0,3	2,0	1200	2 400,00
Veau de boucherie	45	35	80	65	33	98	63	37	100	57,7	35,0	92,7	180	16 686,00
Vache de boucherie	21	11	42	31	18	49	16	11	27	26,0	13,3	39,3	850	34 405,00
Taureau	4	0	4	2	0	2	1	1	2	2,3	0,3	2,1	1150	3 105,00
Poulain	2	0	2	6	2	8	0	0	0	2,7	0,7	3,3	400	1 320,00
Cheval	10	7	17	4	1	5	5	2	7	6,3	3,3	9,7	700	6 790,00
Agneau	6	0	6	2	1	3	15	0	15	7,7	0,3	8,0	85	680,00
Mouton	24	3	27	19	2	21	1	4	5	14,7	3,0	17,7	65	1 150,50
Chèvre	8	0	8	1	0	1	0	2	2	3,0	0,7	3,7	60	222,00
Porc	0	0	0	0	0	0	1	1	2	0,3	0,3	0,7	88	61,60
Chien domestique	0	0	0	16	7	23	4	2	6	6,7	3,0	9,7		Non disponible
Lapin	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0,3	0	0,3	4	1,20
Volaille	1	0	1	0	0	0	11	0	11	4,0	0	4,0	2	10,00
Totaux	133	56	189	147	65	212	121	61	182	133,7	60,7	194,3		66 915,30

*1981. Valeur commerciale/animal de janvier (min. de l'Agriculture de C.-B., rapport inédit).

Figure 1
Répartition saisonnière des plaintes relatives à l'attaque de bétail par les loups

Figure 2
Répartition saisonnière des pertes de bétail causées par les loups de 1978 à 1980

méthodes préventives telles que clôtures électriques, chiens de garde et provisions alimentaires suffisantes, réduisant ainsi les pertes imputables à toutes sortes de causes dont les prédateurs.

4.2. Interaction entre les loups et le bétail

La répartition des 420 plaintes d'attaques de loups contre le bétail a révélé un modèle saisonnier caractéristique (figure 1) pendant les trois années : 180 (43 %) plaintes sont parvenues pendant cinq mois d'automne et d'hiver (novembre à mars) et 202 (48 %) pendant cinq mois de printemps et d'été (mai à septembre). Les périodes creuses ont eu lieu en avril et en octobre. Il est intéressant de noter que seulement 94 (52 %) de toutes les plaintes formulées à la période automne-hiver avaient trait à des attaques confirmées, c'est-à-dire des animaux tués ou estropiés, et 86 (48 %) au harcèlement. Au contraire, 163 (81 %) des plaintes formulées au printemps et à l'été concernaient les attaques et seulement 39 (19 %) le harcèlement par les loups (figure 1). La différence entre les deux saisons est tout à fait significative ($P < 0{,}001$).

La répartition saisonnière des plaintes d'attaques et de harcèlement sont en corrélation avec la distribution et l'activité saisonnière du bétail et du loup. Pendant la période automne-hiver, la plus grande partie des animaux domestiques restent à proximité des bâtiments agricoles dans les champs cultivés et les prés d'embouche. Rien d'étonnant à ce que, sur les 180 plaintes enregistrées à l'automne et à l'hiver, 150 (83 %) soient reliées à des problèmes qui surviennent près des bâtiments de ferme et seulement 30 (17 %) à des problèmes sur les territoires inhabités.

Pendant la période printemps-été, les territoires inhabités, c'est-à-dire les portions éloignées des terres privées et louées, les zones forestières faisant l'objet d'un permis de pâturage et les pâturages communautaires, sont intensément fréquentés surtout par les bovins. C'est pourquoi 107 (53 %) des 202 plaintes enregistrées au printemps et à l'été se rapportaient à des problèmes survenus près des agglomérations rurales et 95 (47 %) à des problèmes sur les territoires inhabités. Les plaintes au nombre de 24 et 15 formulées respectivement pour la période d'avril et d'octobre ont été exclues, étant donné que la plupart des changements saisonniers dans la distribution du bétail se produisent pendant ces deux mois (figure 1).

Les études sur le gibier d'hiver (Direction des pêches et de la faune, ministère de l'Environnement, Colombie-Britannique, rapport inédit) indiquent la présence d'orignaux (*Alces alces*), de cerfs (*Odocoileus virginianus*) et *O. hemionus*, et de concentrations de loups, notamment dans ces régions septentrionales et centrales de production de bétail où les champs cultivés et les prés d'embouche d'hiver s'entremêlent avec les principaux pâturages d'hiver des orignaux et des cerfs.

Il se pourrait que le harcèlement du bétail soit souvent signalé parce que des loups ou leurs pistes sont aperçus près des bâtiments de ferme, et non à la suite d'une menace réelle. Nul doute que cela explique le nombre rela-

Figure 1

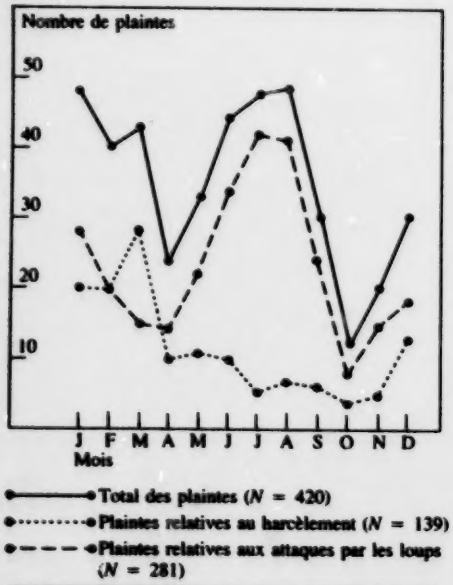


Figure 2

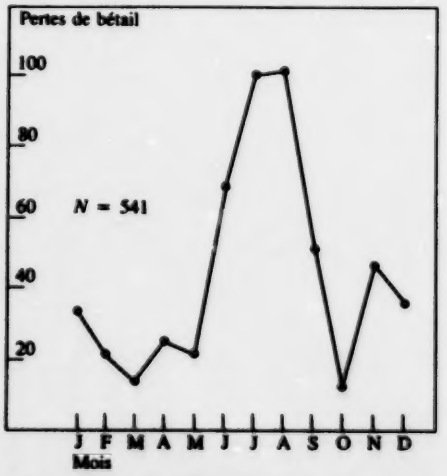


Tableau 2
Pertes annuelles de bétail dues aux loups comparativement aux cheptels provinciaux (1978–1980)

Source	Classe de cheptel	$\bar{X}$ perte/année	Cheptel*	Perte (%)
Archives de la Direction des pêches et de la faune	Veau de boucherie	92,7	209 500	0,044
	Vache de boucherie	39,3	304 000	0,012
	Cheval et poulain	13,0	60 000	0,022
	Mouton et agneau	25,0	48 000	0,053
Statistiques de la BCCA	Veau de boucherie	158,0	209 500	0,075
	Bœuf (bétail adulte)†	59,0	378 250	0,015

*Min. de l'Agriculture de C.-B., rapport inédit; les chiffres représentent les valeurs moyennes entre les cheptels, de juillet 1980 à janvier 1981.
†Y compris les taureaux, les vaches, les bouvillons et les génisses.

Figure 3
Répartition saisonnière des pertes de bétail causées par les loups de 1978 à 1980

Figure 4
Nombre de têtes de bétail tuées ou mutilées par les loups par attaque pendant toute la période 1978–1980

tivement élevé de plaintes de harcèlement en automne et en hiver (figure 1). Il est difficile de déterminer s'il existe une menace possible. Pendant la période printemps-été, les loups ne sont pas facilement repérables, surtout sur les territoires inhabités, et l'interaction des loups et du bétail ne peut être constatée qu'une fois les animaux tués ou blessés.

Cette hypothèse s'appuie sur le fait que la proportion entre le harcèlement et les attaques est passée du faible taux de 0,32 en 1978 (28/85) au taux élevé de 0,75 en 1980 (72/96), tandis que celui des pertes réelles infligées au bétail est resté au même niveau (tableau 1). Cette augmentation peut refléter en partie l'utilisation accrue des nouveaux systèmes de signalement et en partie la réaction politique des propriétaires de ranchs à un moratoire, qui a duré de décembre 1978 à juin 1980 (Tompa, présente publication) sur l'emploi des appâts empoisonnés destinés à contrôler les loups, plutôt qu'un accroissement réel des incidents avec ces derniers.

Également à l'appui de cette hypothèse s'ajoute la distribution saisonnière des 541 pertes de bestiaux (figure 2) reliées au loup, à l'exclusion des volailles, des lapins et des chiens; 347 (64 %) animaux ont été tués ou blessés au printemps et à l'été et seulement 155 (29 %) à l'automne et en hiver. Le faible nombre de 14 pertes à la fin de l'hiver a coïncidé avec le nombre élevé (figure 1) de 28 plaintes de harcèlement au mois de mars. Le faible nombre de 13 pertes en début d'automne correspond aux baisses saisonnières de harcèlement et d'attaques.

La distribution saisonnière de bovins tués ou estropiés de 1978 à 1980 est indiquée à la figure 3. Les veaux représentent la proie domestique la plus importante des loups (tableau 1). Deux cents (71 %) des 280 veaux attaqués l'ont été pendant les cinq mois du printemps et de l'été, par rapport à 65 (49 %) sur 132 bovins adultes tués ou blessés.

L'accroissement progressif du nombre de bestiaux tués ou blessés par les loups entre mars et novembre (figure 4) reflète probablement l'augmentation proportionnelle du nombre des jeunes animaux domestiques accessibles ainsi que l'augmentation des besoins alimentaires

Figure 3

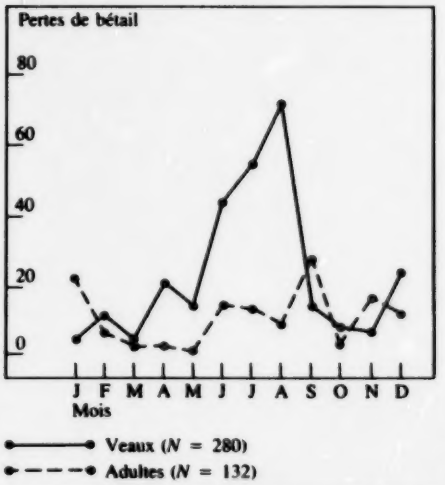
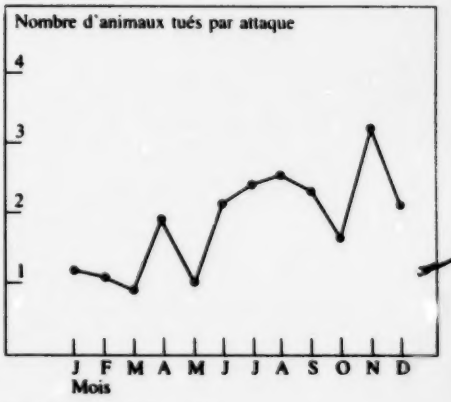


Figure 4



Nb. d'animaux tués = 541
Nb. d'attaques = 281
Moyenne des animaux tués par attaque = 1,93

des prédateurs à la fin de l'hiver, à cause de la présence des louveteaux dans la bande.

4.3. Interaction entre le loup et le chien

Les 13 plaintes relatives à des chiens entre 1978 et 1980 concernent 29 chiens tués ou estropiés; il y avait 9 plaintes d'attaques et 4 de harcèlement par les loups. Au cours des trois années, les 29 chiens tués ou blessés entre octobre et mars l'ont sans doute été à cause de la présence des loups à proximité des lieux habités, comme nous l'avons signalé précédemment.[1] Au cours des trois premiers mois de 1981, 13 autres plaintes reliées à des chiens ont été déposées en provenance surtout de l'île de Vancouver, indiquant une augmentation considérable de l'interaction entre le loup et le chien. Il est intéressant de noter que 21 (81 %) des 26 plaintes relatives aux chiens et aux loups n'étaient pas liées à d'autres incidents avec ces derniers; 5 étaient aussi en rapport avec d'autres plaintes relatives au bétail, mais seulement 2 concernaient des chiens attaqués par les loups dans des secteurs où des pertes de bétail se sont produites en même temps.

[1]Des attaques de loups contre des chiens ont été signalées, à l'été de 1981, dans plusieurs endroits isolés de l'île de Vancouver et dans la partie continentale de la Colombie-Britannique.

4.4. Interaction entre le loup et l'homme

À une exception près, les 19 plaintes relatives à la sécurité de l'homme ont été enregistrées dans l'île de Vancouver, dans les îles au large et les côtes avoisinantes du continent. Dans un cas entre autres, une femme a été légèrement blessée à la main pour avoir tenté de repousser un loup qui l'approchait. Un autre rapport cite le cas d'un ingénieur forestier assailli par des loups pendant quatre heures de temps. La bande s'est retirée seulement après qu'un agent de conservation eut abattu un mâle. Lors d'un autre incident, la bande de loups courait parallèlement à deux chasseurs retournant à leur voiture. Ces derniers ont blessé un loup, mais la bande n'est partie qu'une fois la voiture mise en marche.

Les renseignements relatifs à ces incidents ne suffisent pas pour les désigner comme des attaques véritables ou pour y déceler une relation de cause à effet. Cependant, le nombre de plaintes a eu tendance à augmenter au cours des trois années (1 en 1978, 4 en 1979 et 14 en 1980), ce qui pourrait s'expliquer partiellement par une conscience accrue du public à l'égard des loups. Dans l'île de Vancouver et les îles au large, le fait que les centres d'habitation soient proches des zones où les loups abondent rend possible leur croisement avec les chiens. Bien

que la contamination génétique à grande échelle des populations de loups soit peu probable (Carbyn, 1980; SCF, Edmonton, Alberta, rapport final inédit), les rapports antérieurs sur des rencontres hostiles survenues en Europe entre des loups et des hommes (Pulliainen, 1980, rapport inédit) peuvent s'expliquer par l'agressivité croissante des hybrides de loups et de chiens. En outre, étant donné que le piégeage et la chasse du loup n'ont pas été pratiqués depuis longtemps dans l'île de Vancouver (Tompa, présente publication), il se peut que l'espèce ait perdu un peu de sa timidité caractéristique.

Ces remarques sont d'ordre purement spéculatif. Dans la province, les menaces à la sécurité de l'homme causées par la présence des loups demeurent extrêmement faibles. Le bon sens enseigne la prudence à l'égard de tous les animaux sauvages, surtout parce que tout comportement inusité peut être lié à la rage; bien que les loups de la province ne soient pas contaminés, les chauves-souris sont reconnues comme un important foyer de cette maladie.

4.5. Distribution spéciale des conflits et situation de la bande

D'après les renseignements recueillis sur les formulaires appropriés, dont ceux des trois premiers mois de 1981, 117 zones conflictuelles distinctes (voir Méthodes) peuvent être identifiées dans toute la province (Tompa, présente publication). Dans 47 (40 %) de ces zones, le problème se limite à un seul cas isolé pendant la période d'enregistrement; dans les 70 (60 %) autres, une série de problèmes ont été signalés, certains se prolongeant au maximum pendant un mois, d'autres pendant un an et même davantage.

Dans 90 zones conflictuelles, la situation de la bande a pu être identifiée : dans 9 cas (10 %), les problèmes étaient causés par un seul loup; dans 7 cas (8 %) par plus d'un loup ou par un couple; et dans 74 cas (82 %) par des bandes. Dans les 27 autres zones, la situation des loups est demeurée imprécise, mais la présence des bandes ne faisait pas de doute.

4.6. Données démographiques

Les renseignements sur l'importance numérique de la bande proviennent d'une variété de sources (comme les pistes et les loups eux-mêmes aperçus par les propriétaires de ranchs et les employés du ministère chargés des enquêtes), qui ne favorisent guère l'exactitude, surtout en dehors de la période d'hiver. Dans 63 zones conflictuelles où l'on disposait d'information, dont 7 zones avec des couples, mais à l'exception de 9 zones avec un seul loup, la moyenne des bandes incriminées se composait de 5,9 loups. Cette évaluation ne tient pas compte des loups qui, dans les zones respectives, n'étaient pas impliqués dans les situations conflictuelles.

Le sexe de 118 loups capturés au cours de l'application des mesures de contrôle a été déterminé : 74 (63 %) étaient des mâles et 44 (37 %) des femelles. Étant donné que la majorité des carcasses de loup ont été récupérées à la fin de l'hiver, alors qu'il est difficile de déterminer l'âge sur le terrain, le rapport louveteaux-adultes n'a pu être établi.

4.7. Population des loups malfaisants dans la province

Les problèmes se sont produits en moyenne dans 59 zones chaque année avec un miminum de 54 et un maximum de 62 (1978–1980). Les loups solitaires ont été impliqués dans une moyenne de 3 zones, les couples et les bandes dans une moyenne de 47 zones à chaque année civile. Dans 9 zones, la situation des bandes n'était pas connue; en supposant qu'elle ait ressemblé à celle des 50 zones conflictuelles sur lesquelles on disposait de renseignements, on arrive à une moyenne de 326 loups malfaisants chaque année dans la province. Ce chiffre représente approximativement 5 % de la population de loups évaluée à 6300 individus dans la province (Tompa, présente publication). Le nombre des loups malfaisants évalué pour une année est probablement réaliste, parce qu'au moins certains propriétaires de ranchs font part des observations relevées dans leur région.

4.8. Facteurs humains

Les propriétaires d'animaux domestiques peuvent contribuer involontairement à la création de situations conflictuelles. Laisser une trop grande liberté aux chiens peut non seulement attirer les attaques, mais aussi favoriser l'hybridation. La négligence dans les méthodes d'élevage pouvant être à l'origine de conflits localisés entre le bétail et les loups consiste entre autres à : a) laisser sur le terrain des carcasses d'animaux morts pour une raison ou une autre; b) laisser les aires de vêlage et d'agnelage dans des endroits éloignés sans surveillance et à proximité des territoires habités par les loups; c) laisser le bétail longtemps sans surveillance dans les pâturages d'été. Bien que le ministère refuse généralement, dans ces conditions, de contrôler le nombre des loups, le problème peut s'étendre au voisinage et à des exploitations irréprochables, parce que les prédateurs se seront habitués à des proies domestiques. En outre, le manque de surveillance non seulement empêche de déceler les problèmes et de réagir à temps, mais ne permet pas non plus de protéger le bétail contre d'autres causes de mortalité. Les animaux disparus du pâturage sont habituellement considérés comme victimes des loups, une fois éliminées les autres causes possibles.

L'interaction entre les loups et le bétail a récemment été étudiée par les spécialistes de la faune au Canada et aux États-Unis pour déceler les relations causales les moins évidentes. Hatler (1981, Direction des pêches et de la faune, C.-B., rapport inédit) mentionne la malnutrition du bétail, la mise au vert hâtive dans les pâturages d'été après avoir fait décorner et châtrer les animaux, et l'agressivité particulière de certaines races de bétail comme des facteurs possibles. Il estime aussi que la mise au vert hâtive des tout jeunes animaux et le vêlage dans des pâturages d'été éloignés sont des méthodes fautives, et il conclut que «...ces veaux, au lieu d'être comptés parmi les pertes lorsqu'ils ne figurent pas dans le troupeau à l'automne, devraient être considérés comme une aubaine s'ils en font partie».

Fritts (1981, US Fish and Wildl., MN, rapport inédit) insiste sur l'importance des tests de fécondité avant la mise au vert du bétail au printemps et fait remarquer que de solides préjugés à l'encontre du loup de la part de quelques propriétaires de ranchs les portent à blâmer ce prédateur pour les pertes attribuables à toutes autres causes. Hatler et Fritts tout

comme Bjorge (1980, Division des pêches et de la faune, Alberta, rapport inédit) soulignent la nécessité d'une surveillance adéquate du bétail dans les pâturages d'été éloignés, tandis que Bjorge établit un rapport entre l'augmentation des pertes de bétail dans les pâturages et la croissance de la couverture végétale.

De plus amples recherches s'imposent pour préciser l'influence des méthodes d'élevage sur la mortalité du bétail attribuable au loup, mais de toute évidence, pour conclure d'après les renseignements en main, les méthodes préventives peuvent contribuer largement à réduire les pertes de bétail causées par les loups tout comme par d'autres agents.

4.9. Dépendance du loup à l'égard des proies domestiques

Le poids du bétail tué chaque année (tableau 1) par les loups atteint approximativement 15 000 kg. Bien que Mech (1970) affirme que les loups consomment de 20 à 30 % des carcasses d'animaux domestiques, cette utilisation est estimée à 60 % pour éviter toute inexactitude dans les calculs suivants. Les 9000 kg de proies domestiques consommées annuellement par les 326 loups malfaisants (selon nos données) représentent 28 kg de viande par loup. D'après ce que nous connaissons des besoins alimentaires de cet animal (Kolenosky, 1972), cette quantité pourrait difficilement faire vivre un loup actif pendant plus de dix jours par an.

Nul doute que la consommation de bétail dont la mort est attribuable à d'autres causes peut s'avérer d'une grande utilité lorsque les loups manquent de nourriture en période de disette. Néanmoins, les quantités de nourriture fournies par les proies domestiques sont considérées comme insuffisantes pour entretenir à longueur d'année les populations de loups vivant sur place, ce qui montre bien qu'elles dépendent avant tout des animaux sauvages.

5. Évaluation et examen du programme

5.1. Mesures prises

Des mesures répressives contre les loups ont été adoptées en réponse à 286 (63 %) des 452 plaintes formulées de 1978 à 1980. Dans les 166 (37 %) autres cas, les mesures peuvent avoir été jugées inutiles, soit en raison des mesures déjà prises à la suite d'autres plaintes, de l'insuffisance de la menace pour justifier les mesures, de l'inexistence de méthodes applicables et d'une surcharge de travail, soit en raison de méthodes d'élevage fautives et la présence du bétail dans des régions très sauvages, par exemple les animaux laissés sans surveillance dans des zones broussailleuses. Des méthodes d'élevage préventives ont été recommandées en réponse à 67 (15 %) plaintes soit en plus soit à la place des mesures de contrôle exercées; 33 de ces recommandations ont été présentées en 1980, indiquant ainsi que l'accent était mis sur la gestion par des méthodes autres que la mise à mort, et ce, dans la mesure du possible.

5.2. Résultats des mesures prises et évaluation des méthodes

En comptant les 19 mesures répressives supplémentaires adoptées au début de 1981, 171 (56 %) des 305 interventions ont entraîné la mort de 455 loups ou de 2,7 loups par intervention fructueuse. Les appâts à base de strychnine et du composé 1080 ont surtout été utilisés pour la répression en 1978; l'abattage, surtout à partir d'hélicoptères lors d'un moratoire sur les appâts empoisonnés (décembre 1978 à juin 1980); l'abattage, le piégeage et les appâts individuels empoisonnés à base du composé 1080, depuis juillet 1980 à ce jour (Tompa, présente publication). La distribution saisonnière des 380 loups supprimés de 1978 à 1980 apparaît à la figure 5. Les courbes tendent à suivre le modèle saisonnier des plaintes contre le loup. Le faible nombre de loups capturés à l'été de 1979 et à la fin du printemps de 1980 coïncide avec le moratoire et montre l'inapplicabilité relative de l'abattage au fusil pendant la période sans neige. La différence annuelle dans les maximums de fin d'hiver reflète le changement des conditions neigeuses et climatiques qui ont nui à l'emploi d'hélicoptères.

Les carcasses de 140 (31 %) loups sur 455 ont été retrouvées. Les 315 (69 %) loups restants sont présumés morts puisqu'ils ont absorbé les appâts empoisonnés, surtout à base du composé 1080, ou ont été blessés. La comparaison de l'efficacité des différentes méthodes de contrôle (tableau 3) ne parvient pas à révéler une différence notable entre l'abattage au fusil et le piégeage et l'utilisation des appâts au composé 1080 pour régler les problèmes provoqués localement par des loups et qui durent de trois mois à un an ou davantage.

5.3. Efficacité des programmes dans les zones conflictuelles

Dans 31 (27 %) des 117 zones conflictuelles dispersées dans toute la province, les mesures répressives n'ont pas été appliquées. Dans 10 autres, les mesures ont été refusées en raison des méthodes d'élevage fautives, du manque de surveillance du bétail dans les régions broussailleuses et pour d'autres motifs. Dans 7 zones, le harcèlement isolé et les plaintes concernant les chiens n'ont pas été pris en considération. Dans les 12 zones où les pertes d'animaux ont été vérifiées, le moratoire sur les appâts empoisonnés n'a pas permis la répression. Dans 2 zones, des mesures préventives ont été recommandées au lieu du contrôle. En outre, les mesures prises pour éliminer les problèmes ont échoué dans 18 (15 %) zones conflictuelles.

Les problèmes n'ont pas duré plus d'un an dans 39 (80 %) des 49 zones conflictuelles où les loups n'ont pas été supprimés par le programme de contrôle officiel. Dans 6 zones, les problèmes se sont prolongés pendant deux années civiles, dans 3 zones pendant trois ans et dans une autre zone pendant quatre ans. À cause de la durée apparemment courte des conflits avec les loups dans les autres zones, le manque de renseignements fiables ne permet pas de faire d'évaluation, ce qui laisserait supposer que dans plusieurs régions, aucun conflit sérieux ne s'est encore manifesté. Dans certaines régions, les problèmes peuvent avoir été suscités par des animaux de passage ou par des loups malfaisants isolés ayant péri par des causes autres que la répression. Ailleurs, notamment là où, pendant la durée du moratoire, l'absence de méthodes praticables a empêché le contrôle des loups, l'absence de plaintes peut indiquer que les propriétaires de ranchs insatisfaits ont cessé de formuler leurs griefs et se sont chargés eux-mêmes de la répression.

Figure 5
Répartition saisonnière des loups capturés au cours de programmes de lutte contre la prédation du bétail pendant trois années civiles, de 1978 à 1980

L'usage illégal d'appâts empoisonnés est suspecté dans plusieurs zones auparavant conflictuelles.

Dans 68 (52 %) zones conflictuelles, 171 mesures de répression ont entraîné chaque fois la mort d'un ou de plusieurs loups (tableau 4). Dans 27 (40 %) de ces zones où, à l'exception de 2, la répression faisait suite à des problèmes suscités par un seul membre d'un couple, la durée des méfaits n'a pas dépassé une année civile. Dans une région, les problèmes ont persisté pendant 4 années civiles et leurs auteurs, une série de loups solitaires, apparaissaient ici et là sur un groupe d'îles avoisinantes, situées entre l'île de Vancouver et le continent. Dans l'autre zone, des plaintes de harcèlement seulement ont été formulées pendant 3 années consécutives; un mâle a été abattu en 1979 par le plaignant et une femelle en 1981. Dans les 41 autres zones conflictuelles (60 %) où les problèmes ont persisté au-delà d'un an, l'action de bandes a été reconnue ou pressentie.

Bien que le nombre cumulatif des mesures répressives fructueuses dans une zone conflictuelle ait augmenté au cours des années avec les problèmes de loups, la moyenne annuelle de ces interventions dans toutes les zones subissant des problèmes pendant une à trois années civiles s'est limitée à 1. Par contre, on calcule une moyenne annuelle de 2,5 mesures répressives dans les 7 zones où les problèmes ont persisté pendant 4 ans (tableau 4).

Dans les 45 zones conflictuelles où la durée des problèmes était de 1 et 2 années civiles, la majorité (79 et 85 %) des mesures de contrôle venaient en réaction contre les attaques du bétail et des animaux domestiques par les loups, contrairement aux interventions (21 et

Figure 5

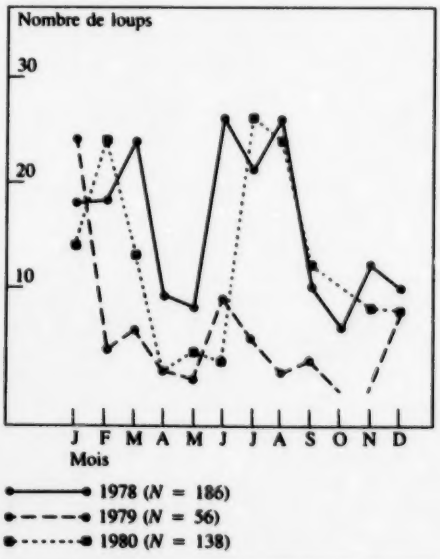


Tableau 3
Efficacité relative des mesures de contrôle des loups, comparativement aux méthodes utilisées, pour une durée de trois mois ou plus

Méthode de réduction des populations	Efficacité				
	Grande	Modérée	Faible	Nulle	*N*
Appâts de strychnine	9	4	2	5	20
Appâts de composé 1080	12	8	8	11	39
Abattage au fusil et piégeage	14	8	7	12	41
Totaux	35	20	17	28	100*

*Excluant quatre cas où la méthode d'élimination des loups était une combinaison des moyens cités ci-dessus.

Tableau 4
Mesures conduisant à l'élimination des loups du 1er janvier 1978 au 31 mars 1981,* comparativement aux types de plaintes et au nombre d'années où les loups prolifèrent, à l'intérieur de secteurs individuels de conflit

	Problèmes causés par les loups et déclarés au cours de :									
	un an		deux ans		trois ans		quatre ans		Totaux	
	N	%	*N*	%	*N*	%	*N*	%	*N*	%
Secteurs de conflit	27	40,0	18	27,0	16	23,0	7	10,0	68	100,0
Mesures en réponse aux :										
attaques vérifiées	22	79,0	28	85,0	25	61,0	29	42,0	104	61,0
harcèlements	6	21,0	5	15,0	16	39,0	40	58,0	67	39,0
Totaux	28	100,0	33	100,0	41	100,0	69	100,0	171	100,0
Mesures annuelles par secteur	1,0	–	0,9	–	0,9	–	2,5	–	–	–

*L'inclusion possible de nouvelles déclarations de mesures prises au cours du reste de 1981 ne modifiera probablement pas de façon substantielle les rapports et les pourcentages calculés.

15 %) venant à la suite des plaintes de harcèlement. Ces dernières interventions sont passées à 39 % dans les zones conflictuelles où les plaintes duraient depuis 3 ans et à 58 % dans celles où elles duraient depuis 4 ans (tableau 4).

Un cas isolé s'est révélé particulièrement intéressant. Deux bandes voisines se partageaient, autour d'une rivière, un territoire de 15 à 20 km dont les frontières se chevauchaient. Les deux secteurs étaient entourés de terres forestières montagneuses. Dans un secteur, 42 loups ont été abattus à l'occasion de 12 interventions répressives entre mars 1978 et février 1981, en réponse à 17 plaintes de harcèlement et 6 plaintes de perte de bétail. Dans le secteur avoisinant, à cause des pertes de bétail signalées avant 1978, 28 loups ont été tués à la suite de 21 plaintes de harcèlement entre février 1978 et décembre 1980. En outre, une femelle qui avait blessé un veau a été abattue par le plaignant en 1979. Les bêtes sauvages n'étant pas marquées, les limites des territoires empiétant largement l'une sur l'autre et les possibilités de migration étant considérables, les relations entre les bandes de ces loups abattus n'ont pas pu être précisées. Sur les 71 loups tués, 49 (69 %) ont été supprimés pendant l'hiver.

5.4. Analyse

Les plaintes de harcèlement doivent être considérées avec prudence, surtout dans les zones conflictuelles où en fait il peut s'écouler de longues périodes sans qu'il y ait de bétail tué ou blessé. Les mesures répressives à la suite des plaintes de harcèlement sont inévitables dans les zones où les pertes de bétail ont été confirmées, parce que les loups incriminés peuvent abandonner pendant un certain temps les lieux de l'attaque, entravant ainsi une intervention immédiate. On peut également s'attendre que la présence constante du bétail à proximité des loups entraîne éventuellement des attaques. Toutefois, la présence des loups dans les régions où bêtes sauvages et agriculture se côtoient ne signifie pas nécessairement une menace immédiate pour le bétail ou les autres animaux domestiques. Dans 27 (40 %) zones conflictuelles où des loups ont été abattus, les problèmes ne se sont produits que pendant une seule année civile; dans 18 zones (27 %), ils ont subsisté pendant les deux années du signalement (tableau 4).

Le nombre croissant des plaintes de harcèlement au cours de la période de signalement et leur prépondérance en fin d'hiver (janvier–mars) montrent que ces plaintes peuvent être liées davantage à la présence des loups à proximité des habitations et des bâtiments de ferme qu'à une véritable interaction entre le bétail et le loup.

Il est difficile de justifier les mesures de contrôle prises en réponse aux plaintes de harcèlement, notamment dans les cas où celles-ci ne portent pas concurremment sur des attaques de bétail par les loups. Il est peu probable que la suppression constante des loups non responsables de la prédation puisse résoudre le problème ressenti, étant donné qu'ils continueront de fréquenter les régions normalement habitées par eux et que les plaintes de harcèlement répété se feront entendre. Par contre, l'abattage des loups s'attaquant au bétail a des chances de résoudre pour un certain temps un problème localisé, c'est-à-dire jusqu'à ce que de nouveaux venus (soit par voie de reproduction ou d'immigration) s'en prennent encore aux bestiaux.

La comparaison des données vient solidement étayer cette hypothèse (tableau 5); la mort de 41 (61 %) des 67 loups abattus à la suite des plaintes de harcèlement n'a pas réussi à régler le problème dans les zones conflictuelles respectives. Au contraire, seulement 29 (28 %) des 104 mesures répressives prises à la suite d'attaques vérifiées n'ont pas atteint un certain degré d'efficacité visé par le programme ($P < 0{,}001$). La différence est particulièrement frappante à la fin de l'hiver lorsque sont formulées la majorité des plaintes de harcèlement. La période exempte de problèmes s'est également prolongée après la répression des loups impliqués dans les attaques, indiquant ainsi l'accoutumance des nouveaux loups à la consommation de bétail. Un délai analogue dans la récurrence des problèmes relatifs aux plaintes de harcèlement n'est pas évident. Le taux assez élevé d'échecs *initiaux* (22 sur 66 ou 33 %) dans les interventions répressives faites d'avril à décembre, à la suite de pertes confirmées de bétail, peut être lié à la difficulté croissante de supprimer tous les animaux malfaisants en une seule opération, au cours de ces saisons.

Tableau 5
Efficacité du programme par la réduction des populations de loups en réponse aux déclarations de harcèlement et de pertes vérifiées de bétail (janvier 1978–mars 1981)

Saison	Sujet de la déclaration		Efficacité: Grande	Modérée	Faible	Nulle	*N*
Janvier–mars	Harcèlement	*N*	4	3	6	27	40
		%	10,0	7,5	15,0	67,5	
	Perte de bétail	*N*	12	9	10	7	38
		%	32,0	24,0	26,0	18,0	
Avril–décembre	Harcèlement	*N*	5	5	3	14	27
		%	19,0	19,0	11,0	51,0	
	Perte de bétail	*N*	23	13	8	22	66
		%	35,0	20,0	12,0	33,0	
Total	Harcèlement	*N*	9	8	9	41	67
		%	13,5	12,0	13,5	61,0	
	Perte de bétail	*N*	35	22	18	29	104
		%	34,0	21,0	17,0	28,0	

6. Conclusions

La nouvelle stratégie de lutte contre les loups malfaisants, qui consiste à réagir localement, s'appuie sur des données indiquant que les loups de la province ne constituent pas une

Un loup se nourrit à même un veau Hereford; il s'agit là d'un exemple du conflit existant entre l'homme et le loup et qui a des répercussions économiques le long des frontières des secteurs ruraux (photo : Tom Hall)

menace générale à la sécurité de l'homme et du bétail, mais que les difficultés sont localisées et restreintes. Il est de plus indiqué que, même si une information de recherche beaucoup plus considérable s'avère essentielle, les pertes de bétail attribuables aux loups peuvent effectivement être réduites dans certains cas par des méthodes d'élevage préventives uniquement ou alliées à d'autres mesures de contrôle.

Malgré la saison et le lieu, toutes les méthodes de contrôle utilisées après des attaques vérifiées à la période de signalement ont été également efficaces pour résoudre les conflits avec les loups, peu importe que la répression ait été dirigée contre des animaux solitaires ou des bandes. C'est pourquoi une enquête sur le lieu faisant l'objet de la plainte ainsi qu'une riposte rapide jouent un rôle de premier plan dans l'efficacité du programme.

Bien qu'une intervention répressive en réponse aux plaintes de harcèlement se justifie dans les zones où sont signalées des pertes de bétail, notamment là où les mesures de contrôle prises antérieurement pour supprimer les loups malfaisants se sont révélées inefficaces, il importe de la suspendre jusqu'à ce que de nouvelles attaques contre le bétail et dans une zone particulière soient confirmées.

Il est possible que l'élimination constante des loups non responsables de prédation entraîne en fait des pertes localisées chez le bétail en raison des changements causés à la population locale des loups. Cette perturbation des mécanismes régulateurs de population peut à son tour favoriser l'accroissement des populations locales par la reproduction ou l'immigration. Néanmoins, cet aspect de l'interaction entre le loup et le bétail reste mal compris et demande encore à être exploré.

Il convient de conclure en disant que l'actuel programme de contrôle ne menace nullement la population des loups en Colombie-Britannique. La restriction des méthodes de contrôle demandée par le public n'est pas forcément à l'avantage du loup. Pendant le moratoire sur les appâts empoisonnés, les relations ont été interrompues avec un bon nombre de propriétaires de ranchs, soupçonnés à l'heure actuelle d'exercer une répression sur les loups tant par des moyens légaux qu'illégaux. Ces mesures peuvent nuire au loup tout comme à d'autres espèces. La sensibilisation du public doit donc occuper une place importante dans les futurs programmes de gestion. Une profonde compréhension par le public intéressé et les éventuels plaignants de l'étendue et des relations causales des conflits avec les loups ainsi que de la nature et des incidences des méthodes de gestion devrait favoriser un programme équilibré, ce qui, au bout du compte, sera tout à l'avantage du public, des producteurs et du loup.

7. Remerciements

Le concours de tous les collègues qui nous ont fourni des renseignements et des commentaires a été grandement apprécié. Nous tenons à remercier plus particulièrement J.P. Thornton pour son aide dans l'évaluation des données et L. Wells dans la préparation des figures. Nous remercions également notre supérieur hiérarchique, D.R. Halladay, pour nous avoir accordé le temps nécessaire à la rédaction de ce document. Ma gratitude s'adresse aussi à ma femme, Christel, dont j'ai apprécié la collaboration, et à Lynda Adams, qui a bien voulu se charger de dactylographier ce rapport.

Méthode facilitant la différenciation des pistes de loups et de chiens

Richard B. Harris et Robert R. Ream

Pistes de loup : *en haut*, pattes avant et arrière superposées de louveteau; *centre*, patte avant d'un adulte; *en bas*, patte arrière d'un adulte (photo : L.N. Carbyn)

1. Résumé

Une étude a été effectuée afin de trouver une méthode permettant de différencier les pistes de loups et de chiens. Les empreintes de pistes de 72 chiens et de 35 loups ont été prises dans le plâtre. La variation des pistes de chiens étant grande, 6 races répandues de grands chiens ont été échantillonnées.

Il est impossible de distinguer les pistes de chiens des pistes de loups d'après leur seule taille. Les pistes d'une même race canine présentent toutefois des paramètres de forme (rapports) homogènes, tout comme les pistes de loups provenant de régions géographiques diverses. Sept rapports de pistes de loups sont très différents du rapport correspondant d'au moins une piste de chien. Ces 7 rapports de forme servent à une analyse discriminante qui situe chaque piste sur une échelle de décision linéaire. Nous examinerons l'application de la fonction discriminante à une piste d'origine inconnue.

Les régions de rejet sur l'échelle ne sont pas identifiées et la probabilité d'erreur ne peut être établie, mais on se sert du point milieu comme meilleur discriminant possible. Cette méthode aide à différencier les pistes de loups et de chiens, mais ne devrait pas être la seule base de différenciation des loups et des chiens sur le terrain.

2. Introduction

La localisation des animaux est le premier problème auquel doivent faire face les chercheurs établissant une documentation sur la présence des loups (*Canis lupus*) dans les régions où ils sont très rares ou récemment revenus. Les organismes de gestion des terres du gouvernement fédéral américain demandent également des renseignements précis sur la répartition des loups, car la US Endangered Species Act exige que les mesures fédérales tiennent compte des incidences sur le loup du nord des montagnes Rocheuses (*C. lupus irremotus*).

Dans les régions boisées, où l'on voit rarement des loups, les pistes sont un indice important de leur présence et de leur activité. Des chiens domestiques, seuls ou accompagnés d'humains, sont quelquefois aperçus dans des territoires occupés par des loups. La différenciation entre les pistes de loups et de chiens n'a fait l'objet que d'ouvrages subjectifs limités (Iljin, 1941; Young et Goldman, 1944; Murie, 1954; Mech, communication personnelle) et a posé un sérieux problème pendant les travaux sur le terrain du Wolf Ecology Project de l'université du Montana (Ream et Mattson, en cours de rédaction).

Il serait souhaitable de différencier avec précision les pistes de loups et de chiens sur le plan de la recherche, pour minimiser le temps et les efforts consacrés à des rapports erronés, et sur le plan de la gestion, pour aider à établir leur répartition dans les régions où les loups sont rares. La présente étude traite de l'utilisation de l'analyse discriminante pour arriver à distinguer les pistes de loups des pistes de chiens.

3. Méthodes

Nous avons pris les empreintes des pistes laissées par les pattes avant de 72 chiens et de 35 loups à l'aide de plâtre de moulage ordinaire. Nous avons choisi les pattes avant et non les pattes arrière parce que le coussinet charnu du talon laisse souvent une empreinte plus nette (Murie, 1954). Tous les chiens ont traversé la même boîte de bois contenant du sable provenant du fond d'un cours d'eau afin de réduire les variations engendrées par des substrats différents. Bien que nous n'ayons pu faire de même avec les loups, nous avons rejeté les plâtres déformés ou indistincts et en avons finalement obtenu 32. Ils comprenaient notamment 3 empreintes de pistes de loups du nord-est du Minnesota, 6 de la presqu'île Kenai en Alaska, 16 d'une bande gardée en captivité à Halifax en Nouvelle-Écosse, et 7 du nord-est de l'Alaska provenant de la collection personnelle d'Olaus Murie.

Sept rapports qui comportaient 11 mesures se sont avérés utiles. Nous avons pris 5 autres mesures et calculé 10 autres rapports qui ne se sont pas révélés des discriminants utiles. Les mesures ont été prises au millimètre près à l'aide de compas.

Le chien, en tant qu'espèce, présente très peu d'homogénéité, contrairement aux races canines. Nous avons donc fait des comparaisons d'une race à l'autre. Nous avons prélevé des échantillons de chiens de race adultes, tant mâles que femelles, de l'ouest du Montana, en choisissant les races les plus grandes et les spécimens les plus gros. Nous avons étudié 6 races de grands chiens répandus (American

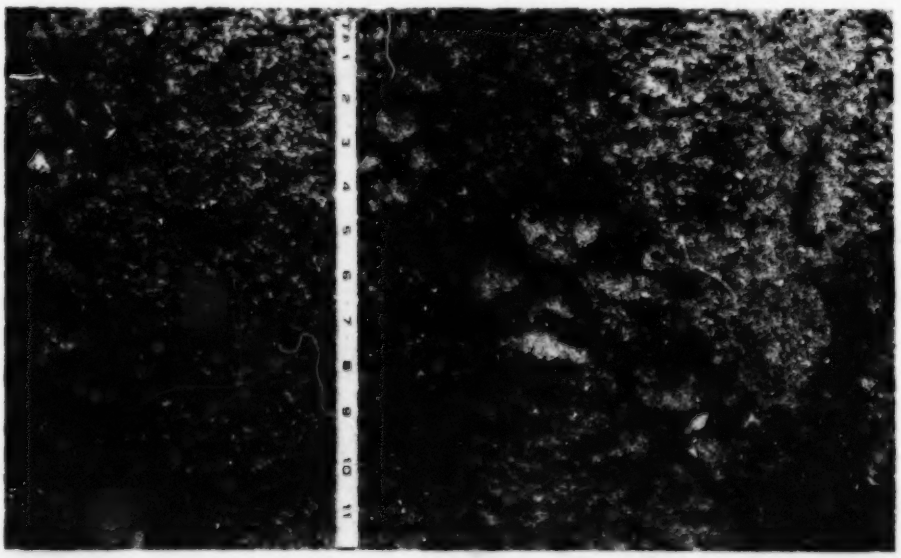
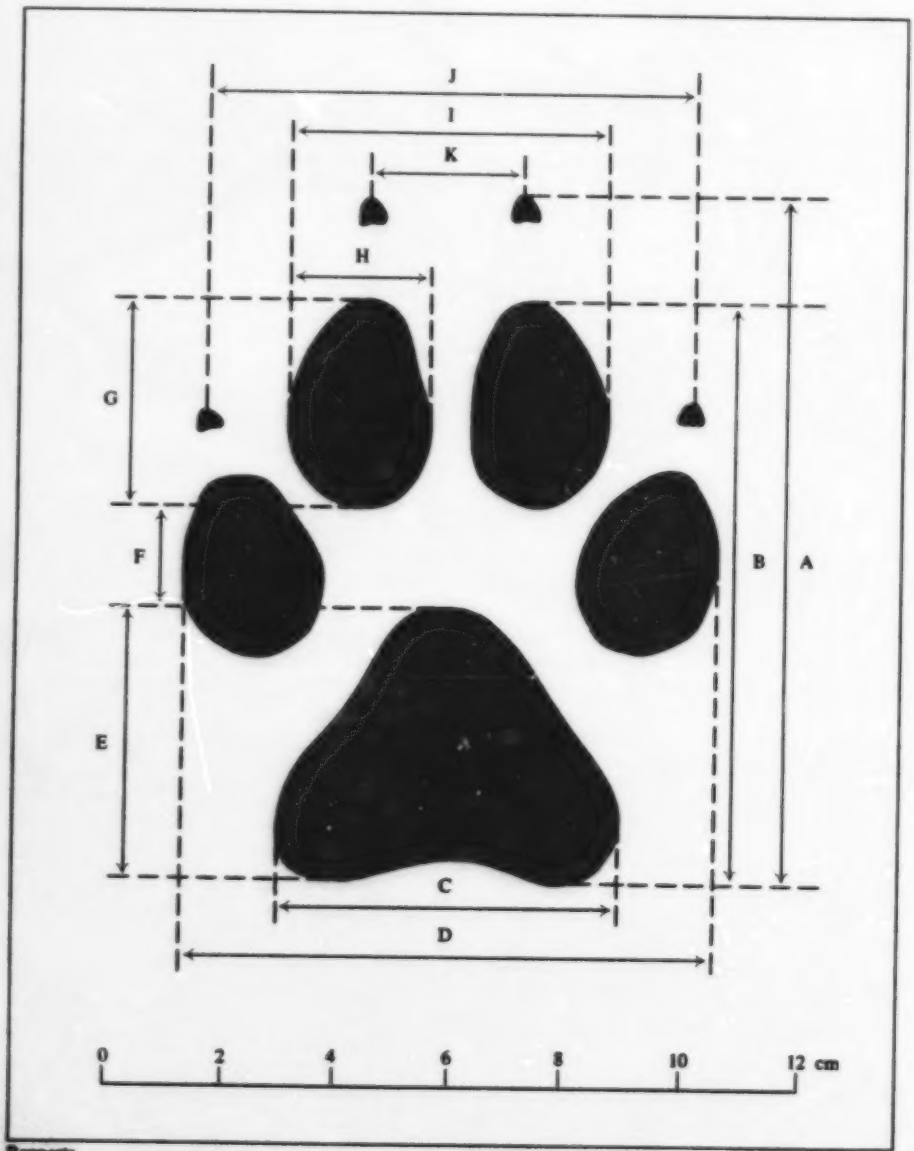


Figure 1
Mesures de pistes utilisées pour les calculs de rapports
(échelle réduite)

Figure 1



Rapports

1	E/A	5	K/I
2	B/C	6	F/B
3	C/I	7	$\frac{G \times H}{E \times C}$
4	I/D		

Kennel Club, 1975) : le malamute d'Alaska, le saint-hubert, le grand danois, le berger allemand, le lévrier irlandais et le saint-bernard. La taille des pistes de 4 races courantes plus petites (le husky sibérien, le golden retriever, le colley et le labrador) ne ressemblait que très rarement à celle des loups et n'a pas fait l'objet d'analyses statistiques.

Nous avons utilisé des tests t normalisés à deux échantillons pour déterminer les paramètres différents des groupes de populations et des tests de Mann-Whitney pour établir si les pistes des mâles et des femelles d'une même race canine étaient différentes. L'analyse discriminante s'est avérée la méthode statistique la plus utile pour distinguer deux populations similaires (Freese, 1967; Conner et Adkisson, 1976). Nous avons utilisé trois rapports pour chaque test, bien qu'ils n'aient pas été nécessairement les mêmes dans chaque cas. Les rapports ont été choisis en fonction de leur efficacité discriminante entre les deux groupes vérifiés. Les calculs ont été effectués par le programme informatique BMD 04 mis au point par la UCLA Medical School et exécutés sur l'ordinateur DEC 20 de l'université du Montana.

4. Résultats

4.1. Taille

Nous avons découvert que la taille ne permettait pas de différencier les pistes des loups de celles des chiens. La longueur totale des échantillons de pistes de loups allait de 104 à 137 mm ('A' de la figure 1), avec une moyenne de 116,7 mm. Les pistes des loups du Minnesota étaient plus petites ($\bar{X}$ = 106 mm) que celles des loups de l'Alaska ($\bar{X}$ = 123 mm), ce qui concorde avec les différences générales de taille du corps des loups de ces régions (Young et Goldman, 1944). La longueur totale moyenne des pistes de la plus grande race de chien, soit le saint-bernard, était de 118,2 mm, avec un maximum de 129 mm. Certaines des pistes des races de moyenne à grande ressemblaient à celles des loups.

Parmi les races échantillonnées, nous avons découvert que la mesure de 110 mm est une ligne de démarcation utile entre les races

Figure 2
Pistes de loup et de chien d'après les mesures moyennes de chacune (échelle réduite)

les plus grandes (grand danois, saint-bernard et lévrier irlandais) et les races de moyenne à grande (berger allemand, malamute d'Alaska et saint-hubert). Les pistes des mâles étaient légèrement plus grandes que celles des femelles.

4.2. Forme

Bien que la taille des pistes des loups présente une variation géographique considérable, il n'en va pas de même pour la forme. Aucun des sous-groupes de loups n'était très différent de l'autre. Les paramètres de forme des pistes ont été établis à l'aide de rapports de mesure. La figure 1 montre les 11 mesures utilisées pour calculer les 7 rapports ayant servi à l'analyse discriminante. Le tableau 1 énumère les paramètres de forme, leur rapport moyen et les valeurs correspondantes des probabilités. La figure 2 présente un schéma des pistes d'un loup et de trois races canines à l'aide des 7 rapports moyens de chaque cas. La forme de la piste de chien n'était pas différente d'un sexe à l'autre.

4.3. Analyse discriminante

Cette méthode fait ressortir les différences au sein des populations en choisissant les meilleurs discriminants possibles et en les pondérant selon leur importance relative à l'aide de coefficients. On obtient ainsi une moyenne de groupe qui peut être portée sur une échelle de décision linéaire (tableau 2).

Chez tous les groupes échantillonnés, les intervalles de confiance, basés sur la moyenne du groupe pour les pistes individuelles, se chevauchent énormément en raison des importants écarts types. L'identification d'une région de rejet pour un groupe sur l'échelle linéaire éliminerait également un pourcentage trop élevé du groupe opposé. Ainsi, les points milieux ne sont considérés que comme des points de référence et ne signifient pas que les valeurs vers la gauche représentent uniquement des chiens et que celles vers la droite uniquement des loups. L'échelle de décision ne permet pas de détecter si une piste individuelle est mal placée ou non. Les points milieux sont toutefois les meilleurs indices de la probabilité relative qu'une piste individuelle appartient bien à l'un ou l'autre groupe.

Figure 2

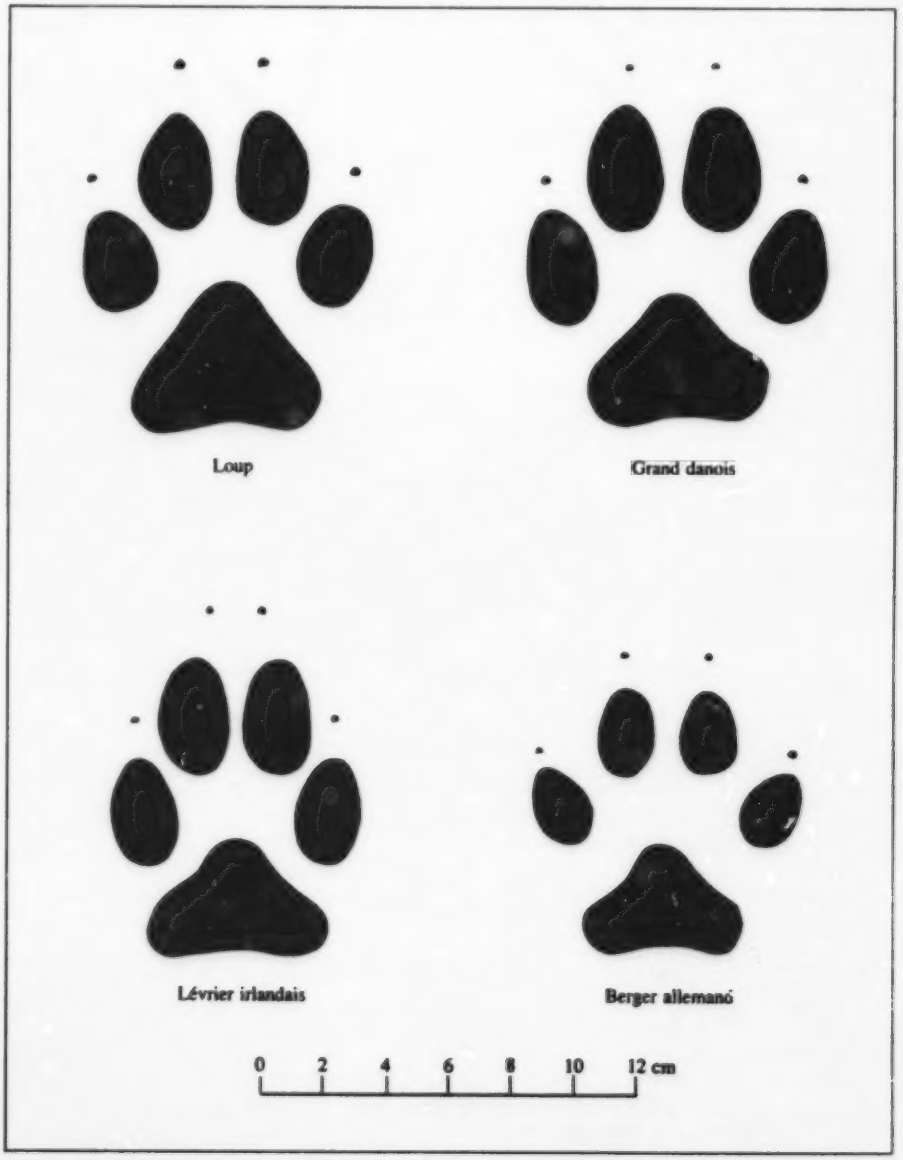


Tableau 1
Sept rapports moyens d'empreintes de pas (voir figure 1 pour les mesures) et signification des tests *t** reliés subis par le loup et six races canines

Nombre de la variable de la fonction discriminante	Rapport	Loups $N = 32$	Saint-bernards $N = 9$	Grands danois $N = 11$	Lévriers irlandais $N = 6$	Saint-huberts $N = 9$	Malamutes d'Alaska $N = 11$	Bergers allemands $N = 13$
1	E/A	40,88	33,29†	36,80	33,67†	39,78	39,45	38,09
2	E/C	80,91	68,00†	74,22‡§	67,20‡§	75,56	75,73‡§	72,73†
3	C/J	70,64	68,51	66,00	82,67	74,22	67,10	59,70†
4	J/D	89,45	91,12	88,00	86,20	86,44	94,10	96,10‡§
5	K/I	49,40	43,37	47,00	33,50‡§	48,75	54,00	56,11
6	F/B	17,61	20,70	17,86	24,20‡§	24,74	19,71	26,82†
7	$\frac{G \times H}{E \times C}$	29,82	41,73†	42,60†	38,26†	35,10	32,00	30,30

*Deux test *t* échantillons ont été réalisés entre les moyennes des loups et chacune des six moyennes de races canines, et ce, pour chacun des sept rapports. Tous les rapports sont multipliés par 100.
†Significatif à $P \leq 0{,}001$.
‡Significatif à $P \leq 0{,}01$.
§Significatif à $P \leq 0{,}05$.

Tableau 2
Échelles de décision linéaire pour six races canines, indiquant les moyennes de groupe et les points de milieu

Variable	Coefficient*	Race canine	Milieu	Loups
2	0,17551	$\bar{X} = 0{,}22332$	0,27263	$\bar{X} = 0{,}32195$
3	0,37572			
6	−0,48173	Bergers allemands		
2	0,23093	$\bar{X} = -0{,}11815$	−0,10437	$\bar{X} = -0{,}09059$
4	−0,28943			
5	−0,03815	Malamutes d'Alaska		
2	−0,06426	$\bar{X} = -0{,}35131$	−0,31908	$\bar{X} = -0{,}28686$
6	−0,65239			
7	−0,39768	Saint-huberts		
2	0,46767	$\bar{X} = 0{,}16786$	0,29513	$\bar{X} = 0{,}42240$
5	0,68867			
7	−0,98935	Lévriers irlandais		
1	0,17450	$\bar{X} = -0{,}30581$	−0,23068	$\bar{X} = -0{,}15555$
2	0,11753			
7	−1,07333	Grands danois		
1	1,62743	$\bar{X} = -0{,}12969$	0,00458	$\bar{X} = 0{,}13886$
2	−0,15743			
7	−1,35790	Saint-bernards		

*Déterminé par le programme d'analyse discriminante BMD 04.

4.4. Mise en application de la méthode

L'analyse discriminante est utilisée de la façon suivante. Nous prenons 11 mesures (figure 1) d'une empreinte de plâtre d'une piste inconnue. Il faut veiller à ce que la piste ne soit pas une piste des pattes arrière (voir Murie, 1954, qui examine la façon de différencier les pattes arrière et les pattes avant). À partir de ces mesures, nous calculons les 7 rapports présentés à la figure 1. Les 3 rapports de chaque test sont multipliés par les coefficients appropriés (tous deux énumérés au tableau 2). Les produits sont ensuite additionnés et le nombre obtenu est porté sur une échelle linéaire. Sa position sur l'échelle, après comparaison avec la moyenne des pistes de loups, la moyenne des pistes des races canines et le point milieu, révèle sa probabilité d'appartenir à un loup ou à une race canine particulière.

Ce test doit être répété pour les 6 races canines à moins que la longueur totale de la piste ne dépasse les 110 mm, restreignant les tests aux saint-bernards, aux grands danois et aux lévriers irlandais. Les valeurs attribuables aux «loups» peuvent résulter d'un ou de plusieurs tests même si la piste est en réalité celle de l'un des chiens testés. Ainsi, si la piste appartient effectivement à un grand danois,

la réponse aux tests de comparaison du «loup au berger allemand» doit obligatoirement être incorrecte puisque la piste n'appartient à aucun d'eux. Dans ce cas, le résultat sera souvent du côté «loup» du point milieu puisque les valeurs des rapports des grands danois peuvent être plus proches de celles des loups que de celles des bergers allemands. Ainsi, une valeur placée du côté «loup» du point milieu lors d'un test individuel peut facilement induire le chercheur en erreur. C'est pour cette raison qu'il ne faut considérer la piste comme appartenant à un loup que si les 6 résultats présentent des valeurs proches du «loup» (ou les 3 résultats, dans le cas d'une piste de plus de 110 mm de longueur totale). Par contre, tout résultat proche des valeurs attribuables à la race canine en question devrait pousser le chercheur à rejeter la catégorie du loup.

5. Analyse

L'analyse discriminante des deux groupes souligne et quantifie les différences entre les pistes de loups et les pistes de chiens. Une valeur de probabilité ne peut être attribuée aux résultats, mais les points milieux sur les échelles de décision linéaire constituent les meilleurs discriminants possibles. Cette méthode ne devrait pas être utilisée seule, mais devrait compléter d'autres renseignements pertinents, comme la longueur de la foulée (Murie, 1954), la direction des foulées — les chiens ont tendance à zigzaguer le long de leur route plus que les loups selon Burt et Grossenheider (1952) — la proximité de l'homme, la possibilité de la présence de loups dans la région, les fèces d'animaux voisins qui, selon Weaver et Fritts (1979), peuvent être distinguées des fèces de coyotes d'un diamètre de 30 mm, ou les proies capturées. O'Gara (1978) décrit les caractéristiques des proies capturées par les chiens.

L'étude ne traitait que de 6 races canines. Nous estimons que ces 6 éléments représentent les races les plus répandues laissant des pistes susceptibles d'être confondues avec des pistes de loups, mais d'autres chiens, qu'ils soient de race ou bâtards, peuvent compliquer la situation. Nous avons vérifié quelques pistes d'autres races pour voir si notre méthode pouvait permettre d'identifier leurs pistes. Bien que la taille de l'échantillon ait été petit, les golden retrievers, les colleys et les chiens de traîneaux bâtards présentaient tous des valeurs proches de celles des bergers allemands et des malamutes d'Alaska; les mastiffs et les akitas présentaient tous deux des valeurs proches de celle des grands danois et des saint-bernards. Il semble donc que même les pistes de chiens dont les races n'ont pas été traitées dans la présente étude pourraient être prises pour des pistes de loups.

Une contrainte majeure de la présente méthode est que notre échantillon d'étude se limitait à des pistes non perturbées prises dans du sable humide provenant du fond d'une rivière. Nous n'avons pas tenté de quantifier les variations propres à différents substrats (neige fondante, par exemple) ou versants. Les résultats obtenus à l'aide de pistes perturbées ou d'autres substrats peuvent donc ne pas être valables. Il revient au chercheur d'intégrer les résultats de la présente méthode avec d'autres données disponibles.

6. Remerciements

Nous désirons remercier les personnes suivantes de leur aide pendant la présente étude : L.D. Mech, F.H. Harrington et T. Majors, pour avoir pris les empreintes de pistes de loups, H. Zuuring et D. Loftsgaarden, pour avoir aidé à l'aspect statistique, M. Bass, pour avoir dessiné les figures, ainsi que les nombreux propriétaires de chiens de l'ouest du Montana qui nous ont permis de prendre des empreintes des pistes de leurs chiens.

Annexe 1

Résumé de l'état de la population des loups en Saskatchewan

E. Wiltse

1. Répartition

Les loups sont répartis dans près des deux tiers du nord de la province. Le parc national de Prince-Albert se trouve en-deçà de la limite sud de leur aire de répartition actuelle.

2. Situation légale

La Loi sur la faune désigne le loup comme «animal à fourrure». Les captures sont réglementées par des limites de piégeage du 15 octobre au 15 mars.

3. Situation économique

L'importance économique du loup comme animal à fourrure (tableau 1) est négligeable. Environ 1283 loups ont été capturés pendant une période de 5 ans (1975–1980), pour une valeur totale d'environ 126 183 $.

Tableau 1
Importance économique des loups en Saskatchewan

Période de piégeage	Nb. de peaux	Valeur ($)	Prix moyen ($)
1975–1976	366	29 434	80
1976–1977	265	23 373	88
1977–1978	155	12 883	83
1978–1979	262	32 530	124
1979–1980	235	27 963	119
Total	1283	126 183	
Moyenne annuelle	257	25 346	98

4. Lutte contre les prédateurs

Des programmes de contrôle ont été menés chaque année à compter du milieu des années 1930 jusqu'en 1975–1976. Depuis, ces programmes se sont limités à des régions particulières. Les appâts empoisonnés sont utilisés dans une faible mesure lorsque des problèmes de prédation du bétail par les loups surgissent le long des zones périphériques agricoles-forestières. Bien que la lutte contre les loups ne fasse actuellement pas partie de la gestion du gibier, des mesures de lutte peuvent être mises en vigueur là où les populations d'ongulés sont basses et où l'on estime que les loups peuvent influer sur les taux de renouvellement.

5. Régions de protection totale

Le parc national de Prince-Albert, 3875 km^2.

Annexe 2

Résumé de l'état de la population des loups à Terre-Neuve et au Labrador

Stuart Luttich

1. Répartition

Au début des années 1900, les loups ont été exterminés dans l'île de Terre-Neuve; le dernier spécimen connu a été capturé en 1911 (Tuck, L.M., Newfoundland Quart. 75(3) : 21–56). Les loups sont actuellement répandus dans l'ensemble du Labrador. Les loups fréquentant le sud du Labrador seraient plus petits et plus foncés que ceux plus au nord.

2. Relevé historique de leur présence

Pendant la première moitié du XX^{e} siècle, les loups étaient peu répandus au Labrador. Les registres sur les fourrures de la Compagnie de la baie d'Hudson mentionnent rarement les peaux de loups et les livres de comptes des postes de traite de la compagnie en font peu souvent mention. Les trappeurs disent n'avoir jamais tué ou même n'avoir jamais vu de loup jusqu'à la fin des années 1950. L'absence des loups est liée à la disparition du caribou du nord du Labrador et de la baie d'Ungava entre 1890 et 1910. Après 1950, le caribou est entré dans une période de repeuplement sans précédent et l'orignal s'est établi dans la région depuis quelques années.

3. Situation légale

Le loup est classé comme animal à fourrure. L'espèce est protégée pendant sa saison de reproduction. Il n'existe aucun programme de lutte contre les prédateurs.

Bibliographie

Allen, D.L. 1979. Wolves of the Minong, their vital role in a wild community. Houghton Mifflin, Boston, MA. 499 pp.

Altmann, D. 1974. Beziehungen zwischen sozialer Rangordnung und Jungenaufzucht bei *Canis lupus*. Zool. Garten. N.F. Jena 44:235–236.

American Kennel Club. 1975. The complete dog book. Howell Book House, New York, NY. 580 pp.

Anon. 1967. USF&WS Div. of Wildl. Serv., Policy handb. Washington, DC.

Anon. 1972. Predator Control 1971, Rep. to the Council on Environ. Quality and Dep. of the Inter. by the Advis. Comm. on Predator Control. Counc. on Environ. Quality and US Dep. Inter., Washington, DC. 206 pp.

Anon. 1979. Mammalian predator damage management for livestock protection in the western United States. Final Environ. Impact Statement. Dep. Inter., Washington, DC. 787 pp.

Bailey, T.N. 1978. Moose populations on the Kenai National Moose Range. Proc. N. Am. Moose Conf. Workshop 14:1–20.

Bailey, T.N.; Bangs, E.E. 1980. Moose calving areas and use on the Kenai National Moose Range, Alaska. Proc. N. Am. Moose Conf. Workshop. pp. 289–313.

Baker, M.C.; Marler, P. 1980. Behavioral adaptations that constrain the gene pool in vertebrates. Pages 59–80 *dans* Markl, H., réd. Evolution of social behavior: hypotheses and empirical tests. Verlag Chemie, Deerfield Beach, FL.

Ballantyne, E.E. 1958. Rabies control in Alberta wildlife. Vet. Med. pp. 87–91.

Ballantyne, E.E.; O'Donaghue, J.G. 1954. Rabies control in Alberta. J. Am. Vet. Assoc. 125:316–326.

Ballard, W.B.; Spraker, T.H.; Taylor, K.P. 1981. Causes of neonatal moose calf mortality in south central Alaska. J. Wildl. Manage. 45:335–342.

Banfield, A.W.F. 1974. Les mammifères du Canada. Presses de l'univ. de Toronto, Toronto, Ont. 438 pp.

Banfield, A.W.F. 1954. Preliminary investigations of the barren-ground caribou. Serv. can. de la faune, Wildl. Manage. Bull. Sér. 1, n° 10A et 10B. 79 pp.

Banville, D. 1979. Quelques aspects de l'écologie et de la dynamique de population du loup (*Canis lupus*) dans l'Outaouais. Thèse de maîtrise, dép. de Biologie, univ. Laval, Ste-Foy, Qc. 64 pp.

Banville, D. 1981. Bilan du contrôle des prédateurs au Québec de 1905 à 1980. Ministère québécois du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Dir. recherche faunique. Rapport spécial n° 15. 54 pp.

Bartlett, G.W. 1909. How shall we destroy the wolves? Rod and Gun, Vol. 11, No. 3 (août 1909):240–242.

Bateson, P.P.G. 1978. Sexual imprinting and optimal outbreeding. Nature 273:659–660.

Bateson, P.P.G. 1979. How do sensitive periods arise and what are they for? Anim. Behav. 27:470–481.

Belt, C.B. 1956. History of the committee on conservation of forests and wildlife of the Camp Fire Club of America, 1901–1956. Camp Fire Club of America, New York, NY. 76 pp.

Bergerud, A.T. 1974. Decline of caribou in North America following settlement. J. Wildl. Manage. 38:757–770.

Bergerud, A.T. 1979. A review of the population dynamics of caribou and wild reindeer in North America. Pages 556–581 *dans* Reimers, E.; Gaare, E.; Skjenneberg, S., réd. Proc. 2nd Int. Reindeer/Caribou Symp. Directoret for vilt og Ferskvannsfisk, Trondheim, Norvège. 799 pp.

Berryman, J.H. 1972. The principles of predator control. J. Wildl. Manage. 36(2):395–400.

Bibikov, D.I. 1975. The wolf in the USSR. Pages 29–35 *dans* Pimlott, D.H., réd. Proc. 1st Working Meet. of Wolf Specialists and 1st Int. Conf. on Conserv. of the Wolf. IUCN, Morges, Suisse. 145 pp.

Bjorge, R.R. 1980. Management and research of the wolf–livestock conflict in Alberta. Pages 72–76 *dans* Proc. 27th Annu. Meet. Can. Pest Manage. Soc., Edmonton, Alb.

Blood, D.A. 1974. Variation in reproduction and productivity of an enclosed herd of moose (*Alces alces*). Proc. Int. Congr. Game Biol. 11:59–66.

Boitani, L.; Zimen, E. 1975. Status of the wolf in Italy. Pages 73–78 *dans* Pimlott, D.H., réd. Proc. 1st Working Meet. of Wolf Specialists and 1st Int. Conf. on Conserv. of the Wolf. IUCN, Morges, Suisse. 145 pp.

Bojovic, D.; Celic, D. 1975. Wolves in Yugoslavia. Pages 53–61 *dans* Pimlott, D.H., réd. Proc. 1st Working Meet. of Wolf Specialists and 1st Int. Conf. on Conserv. of the Wolf. IUCN, Morges, Suisse. 145 pp.

Bos, G.N. 1975. A partial analysis of the current population status of the Nelchina Caribou Herd. Pages 170–180 *dans* Luick, J.R., réd. Proc. 1st Int. Reindeer/Caribou Symp. Biol. Pap. Univ. of Alaska. Spec. Rep. No. 1.

Burkholder, B.L. 1959. Movements and behavior of a wolf pack in Alaska. J. Wildl. Manage. 23:1–11.

Burpee, J. (réd.). 1907. York factory to the Blackfeet country: the journal of Anthony Hendry, 1754–55. Proc. and Trans. Roy. Soc. Can. Ser. 3, Vol. 1. pp. 307–354.

Burt, W.; Grossenheider, R. 1952. A field guide to mammals. Houghton Mifflin Co., Boston, MA. 289 pp.

Bush, G.L. 1975. Modes of animal speciation. Pages 339–364 *dans* Johnston, R.F.; Frank, P.W.; Michener, C.D., réd. Annual review of ecology and systematics. Vol. 6. Annual Reviews Inc., Palo Alto, CA.

Cahalane, V.H. 1946. Shall we save the larger carnivores? The Living Wilderness 17:17–22.

Callison, I.P. 1948. Wolf predation in the north country. I.P. Callison; Seattle, Washington, DC. 89 pp.

Carbyn, L.N. 1974. Wolf population fluctuations in Jasper National Park, Alberta. Biol. Conserv. 6:94–101.

Carbyn, L.N. 1975a. Wolf predation and behavioural interactions with elk and other ungulates in an area of high prey density. Thèse de doctorat, univ. de Toronto, Toronto, Ont. Rapp. Serv. can. de la faune. 1974. 234 pp.

Carbyn, L.N. 1975b. Factors influencing activity patterns of ungulates at mineral licks. Can. J. Zool. 53: 377–384.

Carbyn, L.N. 1981. Territory displacement in a wolf population with abundant prey. J. Mammal. 62:193–195.

Carbyn, L.N. 1982a. Incidence of disease and its potential role in the population dynamics of wolves in Riding Mountain National Park, Manitoba. Pages 106–116 *dans* Harrington, F.H.; Paquet, P.C., réd. Wolves of the world: perspectives of behavior, ecology, and conservation. Noyes Publications, Park Ridge, NJ. 474 pp.

Carbyn, L.N. 1982b. Coyote population fluctuations and spatial distribution in relation to wolf territories in Riding Mountain National Park, Manitoba. Can. Field-Nat. 96:176–182.

Carbyn, L.N. (Sous presse). Wolf predation on elk in Riding Mountain National Park, Manitoba. J. Wildl. Manage. Vol. 47.

Caughley, G. 1977. Analysis of vertebrate populations. Wiley, New York, NY. 234 pp.

Chapman, R.C. 1978. Rabies: decimation of a wolf pack in Arctic Alaska. Science 201:365–367.

Christian, J.J. 1978. Neurobehavioral and endocrine regulation of small mammal populations. Pages 143–158 *dans* Snyder, D.P., réd. Populations of small mammals under natural conditions. Univ. of Pittsburgh Press, Pittsburgh, PA.

Christie, D.W.; Bailey, J.B.; Bell, E.T. 1972. Classification of cell types in vaginal smears during the canine oestrous cycle. Brit. Vet. J. 128:301–310.

Clark, K.R.F. 1971. Food habits and behavior of the tundra wolf on central Baffin Island. Thèse de doctorat, univ. de Toronto, Toronto, Ont. 223 pp.

Clarke, C.D.H. 1940. A biological investigation of the Thelon Game Sanctuary. Mus. nat. du Can. Bull. 96, Sér. de biologie 25.

Clarke, C.H.D. 1970. Wolf management in Ontario. Pages 19–23 *dans* Jorgensen, S.E.; Faulkner, C.E.; Mech, D.L., réd. Symp. on Wolf Management in Selected Areas of North America. 35th N. Am. Wildl. and Nat. Resour. Conf., Chicago, IL. 50 pp.

Coady, J. 1976a. Interior moose — why the decline? Alaska Fish Tales and Game Trails 9:12–14. Alaska Dep. of Fish and Game, Juneau, AK.

Coady, J. 1976b. Status of moose populations in interior Alaska. Alaska Dep. of Fish and Game, Wildl. Leaflet No. 2.

Concannon, P.W.; Hansel, W.; Visek, W.J. 1975. The ovarian cycle of the bitch: plasma estrogen, LH, and progesterone. Biol. of Reprod. 112–121.

Conner, R.; Adkisson, C. 1976. Discriminant function analysis: a possible aid in determining the impact of forest management on woodpecker nesting habitat. Forest Sci. 22:122-127.

Cook, F.W. 1945. White-tailed deer in the Great Plains region. J. Wildl. Manage. 9:237–242.

Coues, E. 1897. New light on the early history of the greater northwest. The manuscript journals of Alexander Henry and David Thompson, 1799–1814. Vol. 2. Francis P. Harper, New York, NY. pp. 632–746.

Cowan, I. McT. 1947. The timber wolf in the Rocky Mountain National Parks of Canada. Can. J. Res. 25:139–174.

Cowan, I. McT. 1954. The occurrence of the Pleistocene wolf *Canis dirus* in the Rocky Mountains of central Alberta. Can. Field-Nat. 68:44.

Cowan, I. McT.; Guiguet, C.J. 1965. The mammals of British Columbia. B.C. Prov. Mus., Handbook No. 11., Victoria, B.C. 414 pp.

Crête, M.; Taylor, R.J.; Jordan, P.A. 1981. Optimization of moose harvest in southwestern Québec. J. Wildl. Manage. 45:598–611.

Crisler, L. 1956. Observations of wolves hunting caribou. J. Mammal. 37:337–346.

Crisler, L. 1958. Arctic Wild. Harper, New York, NY. 301 pp.

Cross, E.C. 1937. Wolf! Wolf! Rod and gun in Canada. 38:18-32.

Crow, J.F.; Kimura, M. 1970. An introduction to population genetics theory. Harper and Row, New York, NY. 591 pp.

Cumming, H.G.; Walden, F.A. 1970. The white-tailed deer in Ontario. Ministère des Terres et Forêts de l'Ont. Pub. spéc. 24 pp.

Davies, N.B. 1978. Ecological questions about territorial behaviour. Pages 317–350 *dans* Krebs, J.R.; Davies, N.B., réd. Behavioural ecology: an evolutionary approach. Sinauer Assoc., Sunderland, MA. 494 pp.

Davies, J.L.; Franzmann, A.W. 1979. Fire–moose–caribou interrelationships. Proc. N. Am. Moose Conf. Workshop 15:80–118.

Dawkins, R.; Krebs, J.R. 1978. Animal signals: information or manipulation? Pages 282–309 *dans* Krebs, J.R.; Davies, N.B., réd. Behavioural ecology: an evolutionary approach. Sinauer Assoc., Sunderland, MA. 494 pp.

Doerr, J. 1979. Population analysis and modeling of the Western Arctic Caribou Herd with comparisons to other Alaskan *Rangifer* populations. Thèse de maîtrise, Univ. of Alaska, Fairbanks, AK. 341 pp.

Douglas, C.W. 1964. The program to manage deer is underway. Revue de la dir. de la faune de l'Ont. 2:3–11.

Eberhardt, L. 1960. Estimation of vital characteristics of Michigan deer herds. Michigan Dep. Conserv. Game Div. Rep. No. 2282. 192 pp.

Errington, P.L. 1946. Predation and vertebrate populations. Quart. Rev. Biol. 21:144–177, 221–245.

Fentress, J.C.; Ryon, C.J. 1982. A long term study of distributed pup feeding and associated behavior in wolves. Pages 238–261 *dans* Harrington, F.H.; Paquet, P.C., réd. Wolves of the world: perspectives on behavior, ecology, and conservation. Noyes Publications, Park Ridge, NJ. 474 pp.

Fox, M.W. 1971. Socio–infantile and socio–sexual signals in canids: a comparative and ontogenetic study. Zeits. für Tierpsych. 28:185–210.

Francis, G. 1960. Observations of some carnivores by wardens in the mountain National Parks of Canada. Can. Field-Nat. 74:158–160.

Franklin, I.R. 1980. Evolutionary change in small populations. Pages 135–149 *dans* Soule, M.E.; Wilcox, B.A., réd. Conservation biology. Sinauer Assoc., Sunderland, MA. 395 pp.

Franzmann, A.W.; Schwartz, C.C.; Peterson, R.O. 1980. Moose calf mortality in summer on the Kenai Peninsula. AK. J. Wildl. Manage. 44(3):764–768.

Freeman, M.M.R. 1976. Inuit land use and occupancy project. Vol. 1. Land use and occupancy. Dep. of Indian and Northern Affairs. INA Publ. No. QS8054-001-EE-A1. 263 pp.

Freese, F. 1967. Elementary statistical methods for foresters. USDA For. Serv., US Gov. Printing Office. 87 pp.

Fritts, S.H.; Mech, L.D. 1981. Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in northwestern Minnesota. Wildl. Monogr. 80. 79 pp.

Fuller, T.K.; Keith, L.B. 1980. Wolf population dynamics and prey relationships in northeastern Alberta. J. Wildl. Manage. 44:583–602.

Fuller, W.A. 1962. The biology and management of the bison of Wood Buffalo National Park. Serv. can. de la faune, Wildl. Manage. Bull. Sér. 1. 52 pp.

Fuller, W.A.; Novakowski, N.S. 1955. Wolf control operations, Wood Buffalo National Park, 1951–52. Serv. can de la faune, Wildl. Manage. Bull. Sér. 1, n° 11.

Geist, V. 1968. On delayed social and physical maturation in mountain sheep. Can. J. Zool. 46:899–904.

Georges, S. 1976. A range extension of the coyote in Québec. Can. Field-Nat. 90(1):78–79.

Goldman, E.A. 1944. The wolves of North America. Pt. II. Pages 398–636 *dans* Classification of wolves. Am. Wildl. Inst., Washington, DC. 636 pp.

Gray, A.P. 1972. Mammalian hybrids: a check-list with bibliography. Commonw. Agric. Bureaux, Slough, Angleterre. 262 pp.

Green, H.U. 1951. The wolves of Banff National Park. Min du Dév. des ress. du Can., Direction des parcs nat., Rapp. du Serv. des parcs nat. et des sites hist. 47 pp.

Greenwood, P.J. 1980. Mating systems, philopatry, and dispersal in birds and mammals. Anim. Behav. 28:1140–1162.

Gunson, J.R.; Dies, K.H. 1980. Sylvatic trichinosis in Alberta. J. Wildl. Dis. 16:525–528.

Gunson, J.R.; Nowak, R.M. 1979. Largest gray wolf skulls found in Alberta. Can. Field-Nat. 93:308–309.

Gurba, J.B.; Neave, D.J. 1979. Problem wildlife management. Rapp. du min. de l'Agric. et du min. de l'Énergie et des Ress. nat. de l'Alberta. 24 pp.

Haber, G.C. 1974. Wolves and the endangered species concept — a different view. Pages 110–119 *dans* Proc. Symp. on Endangered and Threatened Species of North America. June 11–14, 1974. Washington, DC.

Haber, G.C. 1977. Socio-ecological dynamics of wolves and prey in a subarctic ecosystem. Thèse de doctorat, univ. de C.-B., Vancouver, C.-B. 785 pp.

Haber, G.C.; Walters, C.J.; Cowan, I. McT. 1976. Stability properties of a wolf–ungulate system in Alaska and management implications. Inst. Resour. Ecol. and Dep. Zool., univ. de C.-B., Vancouver, C.-B. Publ. R-5-R. 104 pp.

Haglund, B. 1975. The wolf in Fennoscandia. Pages 36–43 *dans* Pimlott, D.H., réd. Proc. 1st Working Meet. of Wolf Specialists and 1st Int. Conf. on Conserv. of the Wolf. IUCN, Morges, Suisse. 144 pp.

Hall, A.M. 1971. Ecology of beaver and selection of prey by wolves in central Ontario. Thèse de maîtrise, univ. de Toronto, Toronto, Ont. 116 pp.

Hall, E.R. 1981. The mammals of North America. 2 vols. John Wiley and Sons, New York, NY. 1181 pp.

Hall, E.R.; Kelson, K.R. 1959. The mammals of North America. The Ronald Press, New York, NY. 546 pp.

Harrington, F.H. 1975. Response parameters of elicited wolf howling. Thèse de doctorat, State Univ. of New York, Stony Brook, NY. 412 pp.

Harrington, F.H.; Paquet, P.C.; Ryon, C.J.; Fentress, J.C. 1982. Monogamy in wolves: a review of the evidence. Pages 209–222 *dans* Harrington, F.H.; Paquet, P.C., réd. Wolves of the world: perspectives on behavior, ecology, and conservation. Noyes Publications, Park Ridge, NJ. 474 pp.

Harrison, D.L. 1968. The mammals of Arabia. 3 vols. Ernest Benn, Ltd., Londres, Angleterre. 670 pp.

Hauge, T.M.; Keith, L.B. 1981. Dynamics of moose populations in northeastern Alberta. J. Wildl. Manage. 45:573–597.

Hemmer, H. 1974. Untersuchungen zur stammesgeschichte der Pantherkatzen (Pantherinae). III. Zur Artgeschichte des Löwen *Panthera* (*Panthera*) *leo* (Linnaeus 1958). Veröff. Zool. Staatssaml. München 17:167–280.

Henshaw, J. 1968. The activities of wintering caribou in northwestern Alaska in relation to weather and snow conditions. Int. J. Biometeorol. 12:21–27.

Henshaw, J. 1970. Consequences of travel in the rutting of reindeer and caribou (*Rangifer tarandus*). Anim. Behav. 18: 256–258.

Hill, E.L. 1979. The ecology of the timber wolf (*Canis lupus* Linn.) in southern Manitoba — wilderness, recreational and agricultural aspects. Thèse de maîtrise inéd., univ. du Manitoba, Winnipeg, Man. 147 pp.

Horn, H.S. 1978. Optimal tactics of reproduction and life-history. Pages 411–429 *dans* Krebs, J.R.; Davies, N.B., réd. Behavioural ecology: an evolutionary approach. Sinauer Assoc., Sunderland, MA. 494 pp.

Iljin, N.A. 1941. Wolf–dog genetics. J. Genet. 42:359–414.

Imaizumi, Y. 1970a. Systematic status of the extinct Japanese wolf, *Canis hodophilax*. J. Mammal. Soc. Jap. 5:27–32.

Imaizumi, Y. 1970b. Systematic status of the extinct Japanese wolf, *Canis hodophilax*. J. Mammal. Soc. Jap. 5:62–66.

Jolicoeur, P. 1959. Multivariate geographical variation in the wolf *Canis lupus* L. Evolution 13:283–299.

Jolicoeur, P. 1975. Sexual dimorphism and geographical distance as factors of skull variation in the wolf *Canis lupus* L. Pages 54–61 *dans* Fox, M.W., réd. The wild canids. Van Nostrand Reinhold, New York, NY.

Jordan, P.A.; Shelton, P.C.; Allen, D.L. 1967. Numbers, turnover and social structure of the Isle Royale wolf population. Am. Zool. 7:223–252.

Joslin, P.W.B. 1967. Movements and homesites of timber wolves in Algonquin Park. Am. Zool. 7:279–288.

Keith, L.B. 1974. Some features of population dynamics in mammals. Proc. Congr. Game Biol. 11:17–58.

Kelker, G.H. 1947. Computing the rate of increase for deer. J. Wildl. Manage. 11:177–183.

Kelsall, J.P. 1968. The migratory barren-ground caribou of Canada. Serv. can. de la faune, Monogr. n° 3, Ottawa. 340 pp.

Kleiman, D.G. 1980. The sociobiology of captive propagation. Pages 243–261 *dans* Soule, M.E.; Wilcox, B.A., réd. Conservation biology: an evolutionary–ecological perspective. Sinauer Assoc., Sunderland, MA. 395 pp.

Kolenosky, G.B. 1971. Hybridization between wolf and coyote. J. Mammal. 52:446–449.

Kolenosky, G.B. 1972. Wolf predation on wintering deer in east-central Ontario. J. Wildl. Manage. 36:357–369.

Kolenosky, G.B.; Standfield, R.O. 1975. Morphological and ecological variation among gray wolves (*Canis lupus*) of Ontario, Canada. Pages 62–72 *dans* Fox, M.W., réd. The wild canids. Van Nostrand Reinhold, New York, NY.

Krebs, C.J. 1972. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. Harper and Row, New York, NY. 694 pp.

Krefting, L.W. 1951. What is the future of the Isle Royale moose herd? Trans. N. Am. Wildl. Conf. 16:461–470.

Krefting, L.W. 1974. The ecology of the Isle Royale moose with special reference to the habitat. Univ. of Minnesota Agric. Exp. Stn., Tech. Bull. 297, For. Ser. 15.

Krefting, L.W.; Erickson, A.B. 1956. Results of special deer hunts on the Mud Lake National Wildlife Refuge, Minnesota. J. Wildl. Manage. 20:297–302.

Kuyt, E. 1972. Food habits and ecology of wolves on barren-ground caribou range in the Northwest Territories. Serv. can. de la faune, rapp. n° 21. Ottawa. 36 pp.

Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford Univ. Press, Oxford, Angleterre. 343 pp.

LaRoi, G.H.; Hampson, C.G.; Fuller, W.A.; Nyland, E. 1967. The boreal forest. Pages 151–191 *dans* Hardy, W.S., réd. Alberta — a natural history. Hurtig Publ., Edmonton, Alb. 343 pp.

Lentfer, J.W.; Sanders, D.K. 1973. Notes on the captive wolf (*Canis lupus*) colony, Barrow, Alaska. Can. J. Zool. 51:623–627.

Leopold, A.S. 1964. Predator and rodent control in the United States. Pages 27–49 *dans* Trefethen, J.B., réd. Transactions of the 29th North Am. Wildl. and Nat. Resour. Conf., Wildl. Manage. Inst., Washington, DC.

Leopold, A.S.; Darling, F.F. 1953. Wildlife in Alaska, an ecological reconnaissance. The Ronald Press Co., New York, NY. 129 pp.

LeResche, R.E.; Bishop, R.H.; Coady, J.W. 1974. Distribution and habitats of moose in Alaska. Naturaliste can. 101:143–178.

Lerner, I.M. 1954. Generic homeostasis. Oliver and Boyd, Édimbourg, Écosse. Éd. Dover. 134 pp.

Leveque, J.C. 1954. Arctic airborne wolf hunt. Alaska Sportsman 10:6–9, 38–40.

Lockwood, R.A. 1979. Dominance in wolves: useful construct or bad habit? Pages 225–244 *dans* Klinghammer, E., réd. The behavior and ecology of wolves. Garland Press, New York, NY. 876 pp.

Lord, L.A. 1961. Un envahisseur importun. Carnets de zoologie 21:6–7.

Martin, F.R.; Krefting, L.W. 1953. The Necedah Refuge deer irruption. J. Wildl. Manage. 17:166–176.

Matthey, R. 1973. The chromosome formulae of eutherian mammals. Pages 531–616 *dans* Chiarelli, A.B.; Capanna, E., réd. Cytotaxonomy and vertebrate evolution. Academic Press, New York, NY. 783 pp.

May, R.M. 1976. Models for single populations. Pages 4–25 *dans* May, R.M., réd. Theoretical ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Angleterre. 317 pp.

Maynard Smith, J. 1978. The evolution of sex. Cambridge Univ. Press, Cambridge, Angleterre. 222 pp.

McCabe, R.A.; Kozicky, E.L. 1972. A position on predator management. J. Wildl. Manage. 36(2): 382–394.

McCowan, D. 1950. Animals of the Canadian Rockies. MacMillan Can., Toronto, Ont. 300 pp.

McDougall, J. 1898. Path finding on plain and prairie: stirring scenes of life in the Canadian northwest. William Brigg, Toronto, Ont. 277 pp.

Mech, L.D. 1966. The wolves of Isle Royale. Fauna of the National Parks of the US. Fauna Series No. 7. US Gov. Printing Office, Washington, DC. 210 pp.

Mech, L.D. 1970. The wolf: ecology and behavior of an endangered species. Natural History Press, Doubleday, New York, NY. 384 pp.

Mech, L.D. 1973. Wolf numbers in the Superior National Forest of Minnesota. US Dep. Agric. For. Serv. Res. Pap. NC-97, St. Paul, MN. 10 pp.

Mech, L.D. 1977*a*. Productivity, mortality, and population trends of wolves in northeastern Minnesota. J. Mammal. 58(4):559–574.

Mech, L.D. 1977*b*. Population trend and winter deer consumption in a Minnesota wolf pack. Pages 55–83 *dans* Philipps, R.; Jonkel, C., réd. Proc. 1975 Predator Symposium. Bull. Montana For. Conserv. Exp. Stn., Univ. of Montana, Missoula, MT. 268 pp.

Mech, L.D.; Frenzel, Jr., L.D. 1971. Ecological studies of the timber wolf in northeastern Minnesota. US Dep. Agric. For. Serv. Res. Pap. NC-52, St. Paul, MN. 62 pp.

Mech, L.D.; Karns, P.D. 1977. Role of the wolf in a deer decline on the Superior National Forest. US Dep. Agric. For. Serv. Res. Pap. NC-148, St. Paul, MN. 23 pp.

Medjo, D.; Mech, L.D. 1976. Reproductive activity in nine- and ten-month old wolves. J. Mammal. 57:406–408.

Mercer, W.E.; Manuel, F. 1974. Some aspects of moose management in Newfoundland. Int. Symp. on moose ecology. Naturaliste can. Presses de l'univ. Laval, Qc. 101:657–671.

Merriam, H.R. 1964. The wolves of Coronation Island. Page 27 *dans* Dahlgren, G., réd. Proc. 15th Alaskan Sci. Conf. Alaska Div. of Am. Assoc. Adv. Sci., College, AK.

Millar, W.N. 1915. The big game of the Canadian Rockies. Conserv. of fish, birds, and game. Proc. of Comm. Meet., 1–2 nov. 1915. The Methodist Book and Publ. House, Toronto, Ont. pp. 100–124.

Miller, F.L.; Broughton, E. 1974. Calf mortality during 1970 on the calving ground of the Kaminuriak caribou. Serv. can. de la faune, Sér. rapp. n° 26. 26 pp.

Miller, F.L.; Broughton, E.; Gunn, A. (Sous presse). Mortality of newborn migratory barren-ground caribou calves, Northwest Territories, Canada. Proc. 3rd Int. Reindeer/Caribou Symp., Saariselka, Finlande, 23–26 août 1982.

Morton, W.L. 1957. Manitoba: a history. Presses de l'univ. de Toronto, London, Ont. 519 pp.

Mowat, F. 1963. Never cry wolf. Little, Brown Co., Boston, MA. 247 pp.

Murie, A. 1944. The wolves of Mount McKinley. Fauna of the National Parks of the US. Fauna Series No. 5. US Gov. Printing Office, Washington, DC. 238 pp.

Murie, O.J. 1954. A field guide to animal tracks. Houghton Mifflin Co., Boston, MA. 375 pp.

Mytton, W.R.; Keith, L.B. 1981. Dynamics of moose populations near Rochester, Alberta, 1975–1978. Can. Field-Nat. 95:39–49.

Nellis, C.H. 1968. Some methods for capturing coyotes. J. Wildl. Manage. 30:402–405.

Novikov, G.A. 1956. Carnivorous mammals of the fauna of the USSR. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, Israel. (Traduit en 1962)

Nowak, R.M. 1973. North American Quaternary *Canis*. Thèse de doctorat, Dep. of Systematics and Ecol., Univ. of Kansas, Lawrence, KS. 380 pp.

Nowak, R.M. 1975. The cosmopolitan wolf. Natl. Rifle Assoc. Conserv. Yearbook. pp. 76–82.

Nowak, R.M. 1978. Evolution and taxonomy of coyotes and related *Canis*. Pages 3–16 *dans* Coyotes biology, behavior, and management. Academic Press, New York, NY. 383 pp.

Nowak, R.M. 1979. North American Quaternary *Canis*. Monogr. No. 6. Mus. Nat. Hist., Univ. of Kansas, Lawrence, KS. 154 pp.

O'Gara, B.W. 1978. Differential characteristics of predator kills. Proc. 8th Biennial Pronghorn Antelope Workshop. Jasper, Alb. pp. 380–393.

Oldemeyer, J.L.; Franzmann, A.W.; Brundage, A.L.; Arneson, P.D.; Flynn, A. 1977. Browse quality and the Kenai moose population. J. Wildl. Manage. 4(3):533–542.

Olson, S.T. Jr. 1979. The life and times of the black-tailed deer in southeast Alaska. Pages 160–168 *dans* Wallmo, D.C.; Schoer, J.W., réd. Sitka black-tailed deer. Proc. Conf. in Juneau, AK. US Dep. Agric. For. Serv., Alaska Reg., and Alaska Dep. Fish & Game. Series No. R10 – 48.

Omand, D.N. 1950. The bounty system in Ontario. J. Wildl. Manage. 14:425–434.

Oosenbrug, S.M.; Carbyn, L.N. 1982. Winter predation on bison and activity patterns of a pack of wolves in Wood Buffalo National Park. Pages 43–53 *dans* Wolves of the world: perspectives of behavior, ecology, and conservation. Noyes Publications, Park Ridge, NJ. 474 pp.

Packard, J.M. 1980. Deferred reproduction in wolves (*Canis lupus*). Thèse de doctorat. Univ. of Minnesota, Minneapolis, MN. 335 pp.

Packard, J.P.; Mech, L.D. 1980. Population regulation in wolves. Pages 135–150 *dans* Cohen, M.N.; Malpass, R.S.; Klein, H.G., réd. Biosocial mechanisms of population regulation. Yale Univ. Press, New Haven, CT. 406 pp.

Paquet, P.C.; Bragdon, S.; McCusker, S. 1982. Cooperative rearing of simultaneous litters in captive wolves. Pages 223–237 *dans* Harrington, F.H.; Paquet, P.C., réd. Wolves of the world: perspectives on behavior, ecology, and conservation. Noyes Publications, Park Ridge, NJ. 474 pp.

Parker, G.R. 1971. Trends in the population of barren-ground caribou of mainland Canada over the last two decades: a re-evaluation of the evidence. Serv. can. de la faune, Pub. hors série n° 10, Ottawa. 11 pp.

Parker, G.R. 1972. Biology of the Kaminuriak population of barren-ground caribou. Part I: Total numbers, mortality, recruitment, and seasonal distribution. Serv. can. de la faune, Sér. de rapp. n° 20, Ottawa. 93 pp.

Parker, G.R. 1973. Distribution and densities of wolves within barren-ground caribou ranges in northern mainland Canada. J. Mammal. 57:341–348.

Parker, G.R. 1975. An investigation of caribou range on Southampton Island, Northwest Territories. Serv. can. de la faune, Sér. de rapp. n° 33, Ottawa. 83 pp.

Pederson, S. 1982. Geographical variation in Alaskan wolves. Pages 345–361 *dans* Harrington, F.H.; Paquet, P.C., réd. Wolves of the world: perspectives on behavior, ecology, and conservation. Noyes Publications, Park Ridge, NJ. 474 pp.

Peterson, R.L. 1966. The mammals of eastern Canada. Presses de l'univ. Oxford, Toronto, Ont. 465 pp.

Peterson, R.O. 1977. Wolf ecology and prey relationships on Isle Royale. US Natl. Park Serv. Fauna Ser. 11, Washington, DC. 210 pp.

Peterson, R.O.; Woolington, J.D. 1982. The apparent extirpation and reappearance of wolves on the Kenai Peninsula, Alaska. Pages 334–344 *dans* Harrington, F.H .; Paquet, P.C., réd. Wolves of the world: perspectives of behavior, ecology, and conservation. Noyes Publications, Park Ridge, NJ. 474 pp.

Pimlott, D.H. 1959. Moose harvests in Newfoundland and Fennoscandian countries. Trans. N. Am. Wildl. Conf. 24:422–448.

Pimlott, D.H. 1961. Wolf control in Canada. Can. Aud. 23:145–152.

Pimlott, D.H. 1967*a*. Wolves and men in North America. Study No. 5. Defenders of Wildl. News. pp. 36–47.

Pimlott, D.H. 1967*b*. Wolf predation and ungulate populations. Am. Zool. 7:267–278.

Pimlott, D.H. 1970. Predation and productivity of game population in North America. Trans. Int. Congr. Game Biol. 9:63–72.

Pimlott, D.H.; Shannon, J.A.; Kolenosky, G.B. 1969. The ecology of the timber wolf in Algonquin Provincial Park, Min. des Terres et Forêts de l'Ont., Rapp. faune 87. Ottawa. 92 pp.

Pocock, R.I. 1935. The races of *Canis lupus*. Proc. Zool. Soc. London, 1935. Pt. 3. pp. 617–686.

Presnall, C.C. 1950. The predation question — facts versus fancies. Pages 197–208 *dans* Quee, E.N., réd. Trans. 15th N. Am. Wildl. Conf., Wildl. Manage. Inst., Washington, DC.

Pulliainen, E. 1982. Experiences in the protection of the large predators in Finland. Int. J. Study Anim. Probl. 3(1):33–41.

Rabb, G.B.; Woolpy, J.H.; Ginsburg, B.E. 1967. Social relations in a group of captive wolves. Am. Zool. 7:305–311.

Rails, K.; Brugger, K.; Ballou, J. 1979. Inbreeding and juvenile mortality in small populations of ungulates. Science 206:1101–1103.

Rausch, R.L. 1953. On the status of some arctic mammals. Arctic 6:91–148.

Rausch, R.A. 1961. Present status and possible future management of wolf populations in interior and arctic Alaska. Page 28 *dans* Dahlgren, G., réd. Proc. 12th Alaskan Sci. Conf. Alaska Div., Am. Assoc. Adv. Sci., College, AK.

Rausch, R.A. 1964. Progress in management of the Alaskan wolf population. Page 43 *dans* Dahlgren, G., réd. Proc. 15th Alaskan Sci. Conf. Alaska Div., Am. Assoc. Adv. Sci., College, AK.

Rausch, R.A. 1967. Some aspects of the population ecology of wolves, Alaska. Am. Zool. 7:253–265.

Rausch, R.A. 1969. A summary of wolf studies in southcentral Alaska, 1957–1968. Trans. Am. Wildl. and Nat. Resour. Conf. 34:117–131.

Rausch, R.A.; Hinman, R.A. 1975. Wolf management in Alaska — an exercise in futility? Pages 147–156 *dans* Philipps, R.L.; Jonkel, C., réd. Proc. 1975 Predator Symp. Montana For. and Conserv. Exp. Stn., Univ. of Montana, Missoula, MT. 268 pp.

Ream, R.; Mattson, U. 1982. Wolf status in the northern Rockies. Pages 362–381 *dans* Harrington, F.H.; Paquet, P.C., réd. Wolves of the world: perspectives of behavior, ecology, and conservation. Noyes Publications, Park Ridge, NJ. 474 pp.

Rearden, J. 1980. Wolf management in Alaska. Alaska 46(5):30.

Rich, E.E. 1967. The fur trade and the northwest to 1857. McClelland and Stewart Ltd., Toronto, Ont. 336 pp.

Riewe, R. 1975. The high arctic wolf in the Jones Sound Region. Arctic 28:209–212.

Rich, E.E. 1949. Isham's observations and notes (1743–49). Champlain Society, Toronto. 352 pp.

Rodney, W. 1969. Kootenai Brown: his life and times, 1839–1916. Gray's Publ. Ltd., Sidney, C.-B. 251 pp.

Rowan, W. 1950. Winter habits and numbers of timber wolves. J. Mammal. 31:167–169.

Rowe, J.S. 1972. Régions forestières du Canada. Serv. can. des forêts. Publ. 1300. Ottawa, Ont. 172 pp.

Roy, L.D.; Dorrance, M.J. 1976. Methods of investigating predation of domestic livestock: a manual for investigating officers Alb. Agric. Rep. 54 pp.

Rutter, R.J.; Pimlott, D.H. 1968. The world of the wolf. J.P. Lippincott, Philadelphia, PA. 202 pp.

Samuel, W.M.; Chalmers, G.A.; Gunson, J.R. 1978. Oral papillomatosis in coyotes (*Canis latrans*) and wolves (*Canis lupus*) of Alberta. J. Wildl. Dis. 14:165–169.

Schenkel, R. 1967. Submission: its features and functions in the wolf and dog. Am. Zool. 7:319–330.

Scott, B.M.V. 1979. The Vancouver Island wolf (*Canis lupus crassodon*), an initial study of food habits and social organization. Thèse de maîtrise, dép. Sci. anim., univ. de C.-B., Vancouver, C.-B. 112 pp.

Scott, B.M.V.; Shackleton, D.M. 1980. Food habits of two Vancouver Island wolf packs: a preliminary study. Can. J. Zool. 58:1203–1207.

Seal, U.S.; Plotka, E.O.; Packard, J.M.; Mech, L.D. 1979. Endocrine correlates of reproduction in the wolf: I. Serum progesterone, estradiol and LH during the estrous cycle. Biol. Reprod. 21:1057–1066.

Senner, J.W. 1980. Inbreeding depression and the survival of zoo populations. Pages 209–224 *dans* Soule, M.E.; Wilcox, B.A., réd. Conservation biology. Sinauer Assoc., Sunderland, MA. 395 pp.

Seton, E.T. 1929. Lives of game animals. Vol. 1. Doubleday, Doran & Co. Inc., Garden City, NY. 640 pp.

Shields, W.M. 1982. Philopatry, inbreeding, and the evolution of sex. State Univ. of New York Press, Albany, NY. 245 pp.

Simmons, N.M.; Heard, D.C.; Calef, G.W. 1979. Kaminuriak caribou herd: Inter-jurisdictional management problems. Trans. N. Am. Wildl. and Nat. Resour. Conf. 44:102–126.

Skeel, M.A.; Carbyn, L.N. 1977. The morphological relationship of gray wolves (*Canis lupus*) in national parks of central Canada. Can. J. Zool. 55:737–747.

Skoog, R.O. 1968. Ecology of the caribou (*Rangifer tarandus granti*) in Alaska. Thèse de doctorat, Univ. of California, Berkeley, CA. 699 pp.

Smith, P.C.; Barcaon, E.L. 1977. Managing for deer and timber. Your Forests 10:1–12.

Smith, R.H. 1979. On selection for inbreeding in polygynous animals. Heredity 43:205–211.

Soper, J.D. 1928. A faunal investigation of southern Baffin Island. Mus. nat. du Can., Ottawa. Bull. nº 53, Biol. Ser. No. 15. 143 pp.

Soper, J.D. 1948. Mammal notes from the Grande Prairie — Peace River region, Alberta. J. Mammal. 29:49–64.

Soper, J.D. 1964. The mammals of Alberta. Hamly Press, Edmonton, Alb. 402 pp.

Soule, M.E. 1980. Thresholds for survival: maintaining fitness and evolutionary potential. Pages 151–169 *dans* Soule, M.E.; Wilcox, B.A., réd. Conservation biology. Sinauer Assoc., Sunderland, MA. 395 pp.

Soule, M.E.; Wilcox, B.A., réd. 1980. Conservation biology. Sinauer Assoc., Sunderland, MA. 395 pp.

Spencer, D.L.; Hakala, J.B. 1964. Moose and fire on the Kenai. Tall Timbers Fire Ecol. Conf. 3:11–33.

Spry, I.M. 1963. The Palliser expedition. MacMillan Can., Toronto, Ont. 310 pp.

Standfield, R.O. 1970. A history of timber wolf (*Canis lupus*) populations in Ontario, Canada. Trans. 9th Int. Congr. of Game Biol., Moscou, URSS. pp. 505–513.

Stelfox, J.G. 1969. Wolves in Alberta: a history 1800–1969. Alta. Lands, Forests, Parks, Wildlife 12:18–27.

Stenlund, M.H. 1955. A field study of the timber wolf (*Canis lupus*) on the Superior National Forest, Minnesota. Minnesota Dep. Conserv. Tech. Bull. 4. 55 pp.

Studley, J.T. 1912. The journal of a sporting nomad. John Lane Co., New York, NY. 303 pp.

Theberge, J.B. 1973. Wolf management in Canada through a decade of change. Nat. Can. 2:3–10.

Theberge, J.B. 1977. Wolves: Canadian perspective. Pages 51–54 *dans* Mosquin, T.; Suchal, C., réd. Canada's threatened species and habitats. Can. Nat. Fed., Ottawa, Ont. 185 pp.

Theberge, J.B.; Falls, J.B. 1967. Howling as a means of communication in timber wolves. Am. Zool. 7:331–338.

Theberge, J.B.; Strickland, D.R. 1978. Changes in wolf numbers, Algonquin Provincial Park, Ontario. Can. Field-Nat. 92:395–398.

Thomas, D.C. 1981. At the crossroads of caribou management in northern Canada. Can. Nat. Fed., Ottawa, Ont. Spec. Publ. No. 10. 21 pp.

Thompson, D.C.; Fischer, C.A. 1979. Distribution and numbers of the Kaminuriak caribou herd in March and April, 1977. Arctic 32:266–274.

Todd, A.W.; Geisbrecht, L.C. 1979. A review of Alberta fur production and management, 1920–21 to 1977–78. Rapp. Dir. des pêches et de la faune de l'Alb., Edmonton, Alb. 28 pp.

Todd, A.W.; Gunson, J.R.; Samuel, W.M. 1981. Sarcoptic mange, an important disease of coyotes and wolves of Alberta. *Dans* Chapman, J.A.; Pursley, D., réd. Proc. 1st Worldwide Furbearer Conf., 3–11 août 1980, Frostburg, MD.

Tolstoï, Léon. 1862. Les Cosaques. Le Livre de poche, 1965.

Tompa, F.S. 1980. Vertebrate pest management in British Columbia. Pages 76–81 *dans* Proc. 27th Annu. Meet. Can. Pest. Manage. Soc., Edmonton, Alb.

United States Fish and Wildlife Service. 1967. Div. of Wildl. Serv., Policy Handbook. Washington, DC.

United States Fish and Wildlife Service. 1979. Mammalian predator damage management for livestock protection in the western United States. Final Environ. Impact Statement. Dep. Int., Washington, DC. 787 pp.

Usher, P.J. 1971. The Banks islanders: economy and ecology of a frontier trapping community. Vol. 2. Economy and ecology. Northern Sci. Res. Group. Min. des Affaires indiennes et du Nord. NSRG 71-4. 180 pp.

Van Ballenberghe, V. 1981. Population dynamics of wolves in the Nelchina Basin, southcentral Alaska. Pages 1246–1258 *dans* Chapman, J.A.; Pursley, D.P., réd. Proc. Worldwide Furbearer Conf., Frostburg, MD.

Van Ballenberghe, V.; Erickson, A.W.; Byman, D. 1975. Ecology of the timber wolf in northeastern Minnesota. Wildl. Monogr. 43:1–43.

Van Camp, J.; Gluckie, R. 1979. A record long-distance move by a wolf (*Canis lupus*). J. Mammal. 60:236–237.

Van Etten, R.C.; Switzenberg, D.F.; Eberhardt, L. 1965. Controlled deer hunting in a square mile enclosure. J. Wildl. Manage. 29:59–73.

Van Noordwijk, A.J.; Scharloo, W. 1981. Inbreeding in an island population of the Great Tit. Evol. 35:674–688.

Van Valen, L. 1965. Morphological variation and the width of the ecological niche. Am. Nat. 94:377–390.

Vincent, D.; Gunn, A. 1981. Population increase of muskoxen on Banks Island and implications for competition with Peary caribou. Arctic 34:175–179.

Voigt, D.R. 1973. Summer food habits and movements of wolves (*Canis lupus*) in central Ontario. Thèse de maîtrise, univ. de Guelph, Guelph, Ont. 76 pp.

Voigt, D.R.; Kolenosky, G.B.; Pimlott, D.H. 1976. Changes in summer foods of wolves in central Ontario. J. Wildl. Manage. 40:663–668.

Weaver, E.P. 1913. The Counties of Ontario. Bell and Cockburn, Toronto, Ont. 318 pp.

Weaver, J.L.; Fritts, S.H. 1979. Comparison of coyote and wolf scat diameters. J. Wildl. Manage. 43:786–788.

Weeden, R. 1976. ACS and western arctic caribou–wolf problem. Alaska Conserv. Rev. 17:6–7.

White, M.J.D. 1973. Descriptions of remains of deer fawns killed by coyotes. J. Mammal. 54:291–293.

White, M.J.D. 1978. Modes of speciation. W.H. Freeman, San Francisco, CA. 455 pp.

Wickler, W. 1972. The sexual code. Doubleday Press, Garden City, NJ. 301 pp.

Wiley, R.H. 1974a. Evolution of social organization and life-history patterns among grouse. Quart. Rev. Biol. 49:201–227.

Wiley, R.H. 1974b. Effects of delayed reproduction on survival, fecundity, and the rate of population increase. Am. Nat. 108:705–709.

Williams, G.C. 1975. Sex and evolution. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ. 200 pp.

Williams, M.Y. 1946. Notes on the vertebrates of the southern plains of Canada; 1923–1926. Can. Field-Nat. 60:47–60.

Wilson, A.C.; Bush, G.L.; Case, S.M.; King, M.C. 1975. Social structuring of mammalian populations and rate of chromosomal evolution. Proc. Natl. Acad. Sci. 72(12):5061–5065.

Wilson, E.O.; Bossert, W.H. 1971. A primer of population biology. Sinauer Assoc., Stanford, CT.

Wittenberger, J.R. 1979. A model for delayed reproduction in iteroparous animals. Am. Nat. 114:439–446.

Wolfe, M.L.; Allen, D.L. 1973. Continued studies of the status, socialization and relationships of Isle Royale wolves 1967–1970. J. Mammal. 54:611–635.

Woolpy, J.H. 1968. The social organization of wolves. Nat. Hist. 77:46–55.

Wright, S. 1931. Evolution in mendelian populations. Genetics 16:97–159.

Wright, S. 1969. Evolution and the genetics of populations. Vol. 2. Theory of gene frequencies. Univ. of Chicago Press, Chicago, IL. 470 pp.

Wright, S. 1977. Evolution and the genetics of populations. Vol. 3. Experimental results and evolutionary deductions. Univ. of Chicago Press, Chicago, IL. 614 pp.

Wright, S. 1978. Evolution and the genetics of populations. Vol. 4. Variability within and among populations. Univ. of Chicago Press, Chicago, IL. 580 pp.

Young, S.P. 1944. The wolves of North America. Part I: Their history, life habits, economic status, and control. Am. Wildl. Inst., Washington, DC. Dover Publ., New York, NY. 385 pp.

Young, S.P.; Goldman, E.A. 1944. The wolves of North America. Am. Wildl. Inst., Washington, DC. Dover Publ., New York, NY.

Zimen, E. 1975. Social dynamics of the wolf pack. Pages 336–362 *dans* Fox, M.W., réd. The wild canids: their systematics, behavioral ecology, and evolution. Van Nostrand Reinhold Co., New York, NY.

Zimen, E. 1976. On the regulation of pack size in wolves. Zeit. für Tierpsych. 40:300–341.

Zimen, E. 1982. A wolf pack sociogram. Pages 282–322 *dans* Harrington, F.H.; Paquet, P.C., réd. Wolves of the world: perspectives on behavior, ecology, and conservation. Noyes Publications, Park Ridge, NJ. 474 pp.

Zimen, E.; Boitani, L. 1979. Status of the wolf in Europe and the possibilities of conservation and reintroduction. Pages 43–83 *dans* Klinghammer, E., réd. Proceedings of the behavior and ecology of wolves. Garland STPM Press, New York, NY.

Autres publications dans la Série de rapports

N° 1
Whooping Crane population dynamics on the nesting grounds, Wood Buffalo National Park, Northwest Territories, Canada, par N.S. Novakowski
N° de cat. : R65-8/1. Prix : 0,50 $. Publ. en 1966.

N° 2
Bionomics of the sandhill crane, par W.J.D. Stephen
N° de cat. : R65-8/2. Prix : 0,75 $. Publ. en 1967.

N° 3
The breeding biology of Ross' goose in the Perry River region, Northwest Territories, par J.P. Ryder
N° de cat. : R65-8/3. Prix : 0,75 $. Publ. en 1967.

N° 4
Behaviour and the regulation of numbers in blue grouse, par J.F. Bendell et P.W. Elliott
N° de cat. : R65-8/4. Prix : 1 $. Publ. en 1967.

N° 5
Denning habits of the polar bear (*Ursus maritimus* Phipps), par C.R. Harrington
N° de cat. : R65-8/5. Prix : 0,50 $. Publ. en 1968.

N° 6
Saskatoon wetlands seminar.
N° de cat. : R65-8/6. Prix : 5,25 $. Publ. en 1969.

N° 7
Histoire naturelle du Gode, *Alca torda* L., dans le golfe Saint-Laurent, province de Québec, Canada, par J. Bédard
N° de cat. : R65-8/7. Prix : 1,25 $. Publ. en 1969.

N° 8
The dynamics of Canadian arctic fox populations, par A.H. Macpherson
N° de cat. : R65-8/8. Prix : 1 $. Publ. en 1969.

N° 9
Population estimates and distribution of barren-ground caribou in Mackenzie District, N.W.T., Saskatchewan and Alberta — March to May, 1967, par D.C. Thomas
N° de cat. : R65-8/9. Prix : 1 $. Publ. en 1969.

N° 10
The mammals of Jasper National Park, Alberta, par J.D. Soper
N° de cat. : R65-8/10. Prix : 2,50 $. Publ. en 1970.

N° 11
Causes and implications of an observed sex differential in the survival of wapiti, par D.R. Flook
N° de cat. : R65-8/11. Prix : 1,25 $. Publ. en 1970.

N° 12
Breeding biology of California and ring-billed gulls: a study of ecological adaptations to the inland habitat, par K. Vermeer
N° de cat. : R65-8/12. Prix : 1,25 $. Publ. en 1970.

N° 13
Geographical variation in the polar bear (*Ursus maritimus* Phipps), par T.H. Manning
N° de cat. : R65-8/13. Prix : 1 $. Publ. en 1971.

N° 14
Studies of bird hazards to aircraft.
N° de cat. : R65-8/14. Prix : 1,25 $. Publ. en 1971.

N° 15
Moose and deer behaviour in snow in Fundy National Park, New Brunswick, par J.P. Kelsall et W. Prescott
N° de cat. : R65-8/15. Prix : 1 $. Publ. en 1971.

N° 16
Effects of phosphamidon on forest birds in New Brunswick, par C.D. Fowle
N° de cat. : CW65-8/16. Prix : 1 $. Publ. en 1972.

N° 17
Populations, movements and seasonal distribution of mergansers in northern Cape Breton Island, par A.J. Erskine
N° de cat. : CW65-8/17. Prix : 1 $. Publ. en 1972.

N° 18
Waterfowl habitat trends in the aspen parkland of Manitoba, par W.H. Kiel, Jr., A.S. Hawkins et N.G. Perret
N° de cat. : CW65-8/18. Prix : 1,25 $. Publ. en 1972.

N° 19
Vegetation of the Ngorongoro Conservation Area, Tanzania, par D.J. Herlocker et H.J. Dirschl
N° de cat. : CW65-8/19. Prix : 1,25 $. Publ. en 1972.

N° 20
Biology of the Kaminuriak Population of barren-ground caribou.
1re partie : Total numbers, mortality, recruitment, and seasonal distribution, par G.R. Parker
N° de cat. : CW65-8/20. Prix : 1,50 $. Publ. en 1972.

N° 21
Food habits and ecology of wolves on barren-ground caribou range in the Northwest Territories, par E. Kuyt
N° de cat. : CW65-8/21. Prix : 1 $. Publ. en 1972.

N° 22
Background for managing grizzly bears in the national parks of Canada, par K.R.D. Mundy et D.R. Flook
N° de cat. : CW65-8/22. Prix : 1 $. Publ. en 1973.

N° 23
The mammals of Waterton Lakes National Park, Alberta, par J.D. Soper
N° de cat. : CW65-8/23. Prix : 1,25 $. Publ. en 1973.

N° 24
Feeding ecology of Pintail, Gadwall, American Widgeon and Lesser Scaup ducklings in southern Alberta, par L.G. Sugden
N° de cat. : CW65-8/24. Prix : 1,50 $. Publ. en 1973.

N° 25
Home range and breeding biology of the Shoveler, par H.J. Poston
N° de cat. : CW65-8/25. Prix : 1,50 $. Publ. en 1974.

N° 26
Calf mortality during 1970 on the calving ground of the Kaminuriak caribou, par F.L. Miller et E. Broughton
N° de cat. : CW65-8/26. Prix : 1 $. Publ. en 1974.

N° 27
Bird damage to fruit crops in the Niagara Peninsula, par R.G. Brown
N° de cat. : CW65-8/27. Prix : 1,50 $. Publ. en 1974.

N° 28
Migration of Lesser Snow and Blue Geese in spring across southern Manitoba
1re partie : Distribution, chronology, directions, numbers, heights and speeds, par H. Blokpoel
N° de cat. : CW65-8/28. Prix : 1 $. Publ. en 1974.

N° 29
Étude du SCF sur les oiseaux aquatiques dans l'est du Canada, 1969–1973, rédigé par H. Boyd
N° de cat. : CW65-8/29. Prix : 3 $. Publ. en 1974.

N° 30
Landscape classification and plant successional trends in the Peace-Athabasca Delta, par H.J. Dirschl, D.L. Dabbs et G.C. Gentle
N° de cat. : CW65-8/30. Prix : 3 $. Publ. en 1974.

N° 31
Biology of the Kaminuriak Population of barren-ground caribou.
2e partie : Dentition as an indicator of age and sex: composition and socialization of the population, par F.L. Miller
N° de cat. : CW65-8/31. Prix : 3 $. Publ. en 1974.

N° 32
Migration of Lesser Snow and Blue Geese in spring across southern Manitoba.
2e partie : Influence of the weather and prediction of major flights, par H. Blokpoel et Maureen C. Gauthier
N° de cat. : CW65-8/32. Prix : 1 $. Publ. en 1975.

N° 33
An investigation of caribou range on Southampton Island, Northwest Territories, par G.R. Parker
N° de cat. : CW65-8/33. Prix : 2,75 $. Publ. en 1975.

N° 34
The northern interior grizzly bear *Ursus arctos* L., par A.M. Pearson
N° de cat. : CW65-8/34. Prix : 4,50 $. Publ. en 1975.

N° 35
The nesting population of Lesser Snow Geese in the eastern Canadian Arctic: a photographic inventory of June 1973, par R.H. Kerbes
N° de cat. : CW65-8/35. Prix : 3,25 $. Publ. en 1975.

N° 36
Biology of the Kaminuriak Population of barren-ground caribou.
3e partie : Taiga winter range relationships and diet, par D.R. Miller
N° de cat. : CW65-8/36. Prix : 1,75 $. Publ. en 1976.

N° 37
Wetland classification in western Canada: A guide to marshes and shallow open water wetlands in the grasslands and parklands of the Prairie Provinces, par J.B. Miller
N° de cat. : CW65-8/37. Prix : 2 $. Publ. en 1976.
N° 38
Biology of the Kaminuriak Population of barren-ground caribou.
4e partie : Growth, reproduction and energy reserves, par T.C. Dauphiné, Jr.
N° de cat. : CW65-8/38. Prix : 3,25 $. Publ. en 1976.
N° 39
Range ecology of Rocky Mountain bighorn sheep in Canadian national parks, par John G. Stelfox
N° de cat. : CW65-8/39. Prix : 2,25 $. Publ. en 1977.
N° 40
Distributions, movements and numbers of Peary caribou and muskoxen on western Queen Elizabeth Islands, Northwest Territories, 1972–74, par F.L. Miller, R.H. Russell, et A. Gunn
N° de cat. : CW65-8/40. Prix : 4 $. Publ. en 1977.
N° 41
Birds in Boreal Canada: Communities, densities and adaptations, par A.J. Erskine
N° de cat. : CW65-8/41. Prix : 5 $. Publ. en 1977.
N° 42
The first ten years of the co-operative Breeding Bird Survey in Canada, par A.J. Erskine
N° de cat. : CW65-8/42. Prix : 3,75 $. Publ. en 1978.
N° 43
Les chasseurs d'oiseaux migrateurs considérés comme gibier et la chasse au Canada, rédigé par H. Boyd et G.H. Finney.
N° de cat. : CW65-8/43F. Prix : 7,50 $. Publ. en 1979.
N° 44
Les oiseaux nicheurs de Long Point (lac Erié). Une étude de la succession des communautés, par J.D. McCraken, M.S.W. Bradstreet et G.L. Holroyd.
N° de cat. : CW65-8/44F. Prix : 11,75 $. Publ. en 1982.